

ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА



ТАРТУ 1983

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Zooloogia ja Botaanika Instituut
Tartu Riiklik Ülikool

KAASAEGSE DARVINISMI KÜSIMUSI

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.
Institute of Zoology and Botany
Tartu State University

PROBLEMS OF CONTEMPORARY DARWINISM

Edited by K.Paaver and T.Sutt

TARTU 1983

Академия наук Эстонской ССР
Институт зоологии и ботаники
Тартуский государственный университет

ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА

Под редакцией К.Паавера и Т.Сутта

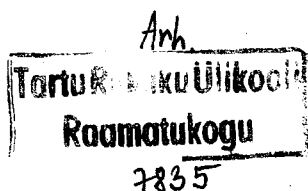
ТАРТУ 1983

Ответственный редактор: К. Паавер

Русская редакция: Ю. Сарв

English redaction by M. Roos

Оформление рукописи для печати: Н. Чижик и М. Роос



KUSTUTATUD

ВОПРОСЫ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА.

На русском языке. Разные на английском языке. Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, г. Тарту, ул. Ванemuise 21. Ответственный редактор К. Паавер. Подписано к печати 25.02.1983. МБ 02929. Формат 30x42/4. Бумага офсетная. Машинопись. Ротапринт. Учетно-издат. листов 8,64. Печатных листов 12,0. Тираж 500. Зак. № 278. Цена 1 руб. 30 коп. Типография ТГУ, ЭССР, 20240с Тарту, ул. Пялсона, 14.

SAATEKS

Käesolev kogumik on koostatud ettekannete põhjal, millega autorid esinesid Charles Darwini 100. surma-aastapäevale pühendatud sümposiumil 20. detsembril 1982.a. Tartus.

Darwini teooria põhjustas ühe suurimaist revolutsioonidest inimõtte ajaloos - loodusteadusliku maailmapildi kardinaalse uuenemise eluslooduse ja inimese evolutsionistliku käsituse alusel. Darwini maailm - see on pidevalt isearenev loodus, mille mõistmiseks on vajalik tõenäosuslik mõtlemisviis ja süsteemilis-ajalooline lähenemine. Darwini teooria elujõud tuleneb sellest, et ta ei ole saanud dogmaks, vaid on arenenud koos bioloogia ja kogu inimtunnetuse progressiga. Sügav tähendus on darvinistlikul maailmanägemisel inimese olemuse, tema senise evolutsiooni ja tuleviku perspektiivide hindamisel.

Kogumik annab ülevaate Eesti evolutsionistide mitmetest töösuundadest nii empiirilisel kui ka teoreetilisel ja filosoofilisel uurimistasandil.

Toimetajad

Tartu, jaanuar 1983

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник составлен на основе докладов, прочитанных авторами на симпозиуме, который состоялся 20 декабря 1982 г. в Тарту и был посвящен памяти Чарльза Дарвина в связи со столетием со дня его смерти.

Теория Дарвина вызвала одну из величайших революций в истории человеческой мысли – на основе эволюционистской трактовки живой природы и человека кардинально изменилась естественнонаучная картина мира. Мир Дарвина – это саморазвивающаяся природа, для понимания сущности которой нужны вероятностный стиль мышления и системно-исторический подход. Живучесть теории Дарвина обусловлена тем, что она не стала догмой, а развивалась вместе с прогрессом биологии и всего процесса познания. Глубокое значение имеет дарвинистское видение мира для понимания сущности человека, для изучения его эволюции в прошлом и оценки перспектив развития в будущем.

Настоящий сборник знакомит читателя с различными направлениями работ эстонских эволюционистов как на эмпирическом, так и на теоретическом и философском уровнях исследования.

Редакторы

Тарту, январь 1983 г.

INTRODUCTION

The present collection has been compiled of the papers delivered at the symposium held on the occasion of the 100th anniversary of the death of Charles Darwin in Tartu on December 20, 1982.

Darwin's theory has given rise to one of the greatest revolutions in the history of human thought, a radical revision of the natural scientific world picture (Weltbild) consisting in the evolutionary understanding of living nature and man. Darwinian world - it is self-evolving nature. Pre-requisites for the comprehension of it are the probabilistic way of thought and systemic-historical approach. The vitality of Darwin's theory is guaranteed by new syntheses accompanying the progress of biology and the whole process of cognition. Darwinian world vision performs a significant role in the estimation of the essence of man, his past evolution and future perspectives.

The edition is intended as a survey of some research directions pursued as on the empiric as well as on the theoretical and philosophical level of knowledge by Estonian evolutionists.

Tartu, January 1983

Editors

АВТОРЫ

ВИЙКМАА Март, Тартуский государственный университет, Институт общей и молекулярной патологии, лаборатория генетики человека (202400 ТАРТУ, ул. Бурденко 34).

КАЛЛИАК Хенни, к.б.н., Тартуский государственный университет, кафедра генетики и цитологии (202400 ТАРТУ, ул. Мичурина 40).

ЛОЙТ Тынис, к.филос.н., Эстонская сельскохозяйственная академия, кафедра философии (202400 ТАРТУ, ул. Рийа 12).

МААВАРА Вамбола, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР, сектор проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

МЯНЦ Райво, Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР, сектор проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

НЯШИНЕН Лео, Тартуский государственный университет, кафедра философии (202400 ТАРТУ, ул. Юликооли 16).

ОРАВ Тойво, д.б.н., Институт экспериментальной биологии АН Эстонской ССР, сектор общей генетики (203051 ХАРКУ, Институтууде тее 11).

ПААВЕР Калью, д.б.н., Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

ПАЛУМАА Айгар, Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР, сектор проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

РИЙСПЕРЕ Уно, к.б.н., Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

СУТТ Томас, к.филос.н., Институт зоологии и ботаники АН Эстонской ССР, сектор проблем эволюции (202400 ТАРТУ, ул. Ванемуйзе 21).

CONTRIBUTORS

KALLAK Hemmi, Cand. Sc., Tartu State University, Chair of Genetics and Cytology (40 Michurini Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

LOIT Tõnis, Cand. Sc., Estonian Agricultural Academy, Chair of Philosophy (12 Riia Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

MAAVARA Vambola, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

MÄND Raivo, Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

NÄPINEN Leo, Tartu State University, Chair of Philosophy (16 Ülikooli Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

ORAV Toivo, D. Sc., Institute of Experimental Biology of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of General Genetics (11 Instituudi tee, 203051 HARKU, Estonia, U.S.S.R.).

PAAVER Kalju, D. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R. (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

PALUMAA Aigar, Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

RIISPERE Uno, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R. (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

SUTT Toomas, Cand. Sc., Institute of Zoology and Botany of

the Academy of Sciences of the Estonian S.S.R., Department of Evolutionary Problems (21 Vanemuise Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

VIIKMAA Mart, Tartu State University, Institute of General and Molecular Pathology, Laboratory of Human Genetics (34 Burdenko Str., 202400 TARTU, Estonia, U.S.S.R.).

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ЧЕЛОВЕКА

М. Вийкмаа

Проблема происхождения человека привлекала внимание эволюционистов и философов в течение всего времени после создания Дарвиным эволюционной теории. Накоплен богатейший сравнительно-анатомический, эмбриологический, этологический и палеонтологический фактический материал, в последнее время прибавились также молекулярно-генетические сравнения. По мнению Уошберна /3/, если бы речь шла не о человеке, а о любом другом животном, то количество данных, собранное по эволюции гоминид, считалось бы более чем достаточным. Однако проблемы эволюции человека вызывают по-прежнему много вопросов. Как и раньше, вокруг них все еще время от времени возникают острые дискуссии. Изучение эволюции человека еще и сегодня слишком много зависит от предрассудков и эмоций.

Теоретические трудности

Становится все более очевидным, что объективная трактовка фактических данных антропогенеза была в значительной мере затруднена некоторыми теоретическими предположениями, долгое время господствовавшими, а отчасти еще и сейчас продолжающими оказывать влияние на проблемы эволюции человека.

Одно из них – представление об особой уникальности человека, согласно которому человек по многим существенным признакам отделен от всех животных неизмеримым качественным разрывом. Для объяснения возникновения таких особенностей

выдвигается очень длительное развитие от обезьяних предков и действие качественно новых факторов биологической эволюции.

Второе затруднение обусловлено типологическим подходом к палеонтологическому материалу. Почти каждый ископаемый остаток, отличающийся в морфологическом отношении от других, получил таксономический ранг отдельного вида или даже рода, представляющих самостоятельные линии или стадии эволюции /3, 25/.

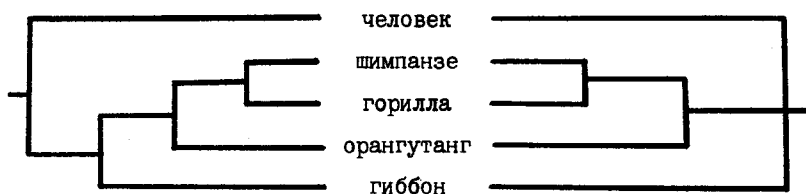
Третье затруднение состоит в строгой стадийной характеристике эволюции гоминид. Согласно такому подходу, эволюция человека прошла ряд стадий (протантропов, архантропов, палеоантропов, неантропов), каждая из которых характеризуется определенной степенью морфологического и культурного приближения к типу современного человека. Всех представителей гоминид, существовавших в одно и то же время, объединяли в одну стадию и связывали с таксономической общностью (один род или вид). Например, все ископаемые люди среднего палеолита считались неандертальцами (палеоантропами), хотя африканские и восточные "неандертальцы" существенно отличались от европейских (классических). На основе стадийной гипотезы эволюция человека происходила постепенно по всему гоминидному "Фронту" с более-менее равномерным переходом от одной стадии к следующей. Таким образом, люди современного типа (неоантропы) не могли появиться до прохождения стадии палеоантропов, т.е. до верхнего палеолита. Теперь стало известно, что в начале среднего палеолита (более 100 тыс. лет назад), когда в Европе господствовали ранние неандертальцы (*H. sapiens neanderthalensis*), в Африке и Азии встречались уже неоантропы (*H. s. sapiens*) и сохранились также архантропы (*H. erectus*). Может быть, в течение всей эволюции гоминид в каждый промежуток времени параллельно с наиболее типичными формами существовали формы, которых, по стадийной теории, уже не могло или еще не должно было быть /1, 29/.

В-четвертых, правильному пониманию сущности и факторов эволюции человека мешала ламарковская трактовка роли труда. Широко еще встречается в литературе положение, что труд

представляет собой специфический фактор биологической эволюции человека, заменивший роль естественного отбора и действовавший по механизму упражнения и наследования приобретенного опыта (см., например, /2/).

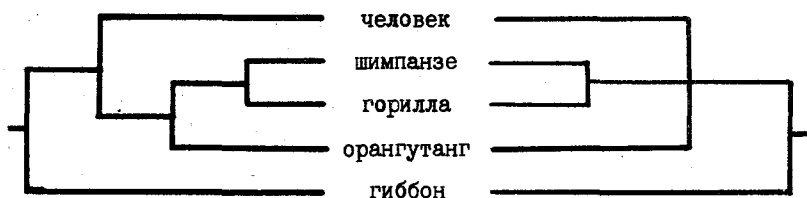
Филогенетические связи и систематика гоминоидов

Со времени появления работ Т. Хаксли (1863) и Ч. Дарвина (1871) большинство исследователей не сомневалось, что человек имеет общее с человекообразными обезьянами происхождение. Хаксли и Дарвин показали также, что человек имеет больше сходства с африканскими (шимпанзе, горилла), чем с азиатскими (гиббон, орангутанг) человекообразными обезьянами. Под влиянием филогенетических конструкций Э. Геккеля и сравнительно-анатомических исследований стали считать, что человек отделен филогенетически одинаково от всех человекообразных обезьян. Данное обстоятельство выражается также в современной систематике высших приматов. Последние объединяются в надсемейство гоминоидеа, в рамках которого человек включается в семейство гоминид и противопоставляется человекообразным обезьянам, образующим одно семейство - понгиды (по старым названиям антропоморфиды или симииды) либо два семейства - гилобатида (гиббоновые) и понгиды (орангутанг, горилла, шимпанзе). Наиболее распространенные филогенетические представления в области палеоантропологии и сравнительной анатомии изображены на схемах.



протогоминоидное происхождение гоминид

(Heberer, 1968; Ullrich, 1980)

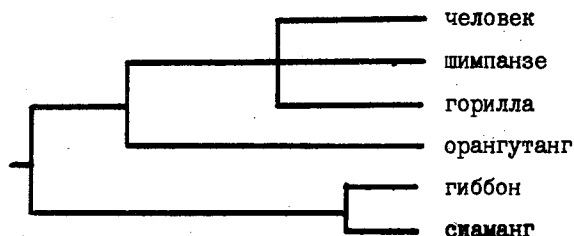


протопонгидное происхождение гоминид

(Schultz, 1970; Tuttle, 1975; Harrison et al., 1977)

С 60-ых годов для установления филогенетических связей стали применять данные молекулярно-генетических и цитогенетических исследований. Так как геном является первичным носителем эволюционной истории вида, то такие сравнения могли бы обеспечить наиболее объективную информацию о филогенетических отношениях. Результаты, полученные различными генетическими методами, весьма хорошо согласуются между собой /8, 9, II, 18, 22/, но существенно отличаются от традиционных филогенетических схем. Они свидетельствуют о том, что шимпанзе и горилла стоят генетически ближе к человеку, чем к орангутангу и, в частности, к гиббону, и что шимпанзе и горилла не проявляют между собой достоверно большего родства, чем каждый из них с человеком.

В последнее время некоторые палеонтологи стали учитывать приведенные данные при интерпретации ископаемого материала /24, 30/, хотя для большинства из них они пока непривычны. Анализируя различные филогенетические схемы, Брюкс и Айяла пришли недавно к выводу, что наиболее правдоподобным современным синтезом является филогенетическое древо, соответствующее основным молекулярно-генетическим данным /7/:



Данная схема свидетельствует о поздней (понгидной или протопонгидной) дивергенции гоминид. Однако традиционные классификации гоминоидов этих отношений не отражают. В результате сравнения генетических дистанций между гоминоидами с соответствующими дистанциями в других таксонах приматов группа Гудмена недавно предложила филогенетическую классификацию гоминоидов /8, II/. В этой системе семейство понгид отброшено, содержание семейства гоминид существенно переоценено, а таксономический ранг человека по отношению к человекообразным обезьянам резко понижен. Надсемейство гоминоидов делится на два семейства – гилобатида (гиббоны) и гоминиды. Семейство гоминид включает два подсемейства – понгинны для рода понго (орангутанг) и гоминины для родов горилла, пан (шимпанзе) и гомо. Весьма вероятно, что данная система отражает действительные филогенетические отношения гоминоидов, и она должна была быть принята, если бы вся классификация, хотя бы млекопитающих, основывалась на генетических дистанциях. Традиционная таксономия, однако, базируется в первую очередь на морфофизиологических и экологических критериях, согласно которым отличие человека от человекообразных обезьян оценивается зоосистематиками не ниже уровня семейства. Хотя, кстати, уже Дарвин отмечал, что для человека можно считать достаточным статус подсемейства.

Первичные гоминиды и время их дивергенции

До начала 60-ых годов наиболее древними гоминидами считались африканские австралопитеки, известные тогда по остан-

кам древностью в 1-2 млн. лет, а теперь - до 4-5 млн. лет. Предполагалось, что австралопитеки происходят от какой-то формы дриопитеков, относящихся к семейству понгид. Во второй половине 60-ых годов американские палеоантропологи Э. Саймонс и Д. Пильбим обосновали гипотезу, согласно которой первыми гоминидами были рамапитеки /20/. Они стали известны по фрагментам челюстей из отложений Южной Азии и Восточной Африки древностью от 14 до 9 млн. лет. Строение зубов и реконструкции их зубной системы обнаружили признаки, отличные от дриопитеков, но характерные для австралопитеков и более поздних гоминид. Рамапитеки считались непосредственными предками австралопитеков. Данная точка зрения была вскоре воспринята некоторыми учеными (см. напр. /4, 12/), а к середине 70-ых годов стала господствующим положением. Исходя из нее, время дивергенции гоминидной линии от понгид (дриопитеков) оценивалось в промежутке от 18 до 15 млн. лет назад /24, 30/. Ученые, придерживавшиеся протогоминоидной теории происхождения гоминид, вывели рамапитеков от неизвестных пока не-дриопитековых форм (пре-рамапитеков), обособленных от предков понгид уже 35-25 млн. лет назад /12, 29/.

Со всеми указанными данными находятся в резком конфликте времена дивергенции гоминид, рассчитанные на основе принципа молекулярных часов эволюции. Этот принцип основывается на хорошо проверенном факте, что скорости эволюционного изменения первичной структуры нуклеиновых кислот и белков являются относительно константными во времени и в различных филогенетических линиях. Молекулярные часы согласуются удовлетворительно с палеонтологическими данными филогенеза совершенно разных групп животных, кроме гоминоидов /15/. Американский палеоантрополог В. Сарич и его сотрудники, занимающиеся молекулярно-генетическим сравнением приматов, утверждают, что интерпретация палеонтологического материала ошибочна и что дивергенция гоминид от понгид действительно происходила не более 4-6 млн. лет назад /22, 31/. Однако другие ученые, например биохимик М. Гудмен, питают больше доверия к палеонтологическим данным и заверяют, что темпы молекулярной эволюции у гоминоидов замедлились /11/. В результате

подробных сравнительных исследований доказано, что это действительно так /10, 17, 26/, но остается вопрос - достаточно ли эти часы замедлились. С другой стороны, недавно появились новые серьезные сомнения в правильности палеонтологических интерпретаций, и это на базе самих палеонтологических данных. На основе богатого ископаемого материала рамапитеков и близких к ним форм, накопленного в 70-ые годы, Д. Пильбим, один из создателей рамапитековой теории происхождения гоминид, пришел к выводу, что рамапитеки вообще не гоминиды /20/. Рамапитекам вместе с сивапитеками и гигантопитеками отведен ранг самостоятельного семейства рамапитецид. По Пильбиму, первыми настоящими гоминидами являются австралопитеки, возникшие не более 7 млн. лет назад. Они могли происходить от рамапитецид, но с такой же вероятностью - и от дриопитецид. В последнем случае время дивергенции гоминид от предков шимпанзе и гориллы гораздо более позднее, чем это представляется пока большинству палеоантропологов. Дело сложнее, чем нам казалось еще недавно.

Возникновение и дальнейшая эволюция рода Номо

Эта область антропогенеза всегда была связана с наиболее острыми дискуссиями. И сейчас нет еще ни одного главного момента, в отношении которого все исследователи пришли бы к общему положению. Не все уверены в том, что австралопитеки были предками человека (см., например, /1/). Очень разнородны взгляды относительно открытых Л. Лики габилинов ("*Homo habilis*"). Большинство специалистов относит их к австралопитекам, другие рассматривают их как представителей самостоятельного (возрастом 2-3 млн. лет) вида человека, а третьи включают их в рамки вида *Homo erectus* /5, 23/. В трактовке дальнейшей эволюции человека стадийный подход постепенно теряет свою популярность либо ограничивается проблемами культурно-социального развития /29/. В общем, картина эволюции рода *Homo* предстает в виде дерева со многими боковыми ответвлениями. До верхнего плейстоцена существовал вид *Homo erectus*, разные подвиды которого обнаруживали различный уровень гоминизации (эти подвиды рассматри-

ваются некоторыми советскими авторами как различные виды питекантропа; см., например, /6/). В среднем плейстоцене (200-300 тыс. лет назад) появились ранние формы вида *Homo sapiens*, европейская раса которого дивергировалась в среднем палеолите в неандертальский подвид, а затем заменилась современным типом, быстро распространившимся в начале верхнего палеолита из какого-то неизвестного центра (может быть, из Передней Азии) по всему Земному шару /23, 27/. Однако существуют и иные точки зрения. В.В. Бунак в своей последней книге развивает теорию фамногенеза, на основе которой в ископаемом материале раннего плейстоцена наряду с австралопитеками можно различить все формы, известные по стадийной теории как архантропы, палеоантропы и неоантропы. Они возникли в виде самостоятельных линий из каких-то ранних протантропов и продолжили параллельную эволюцию, пока все линии, кроме неоантропов, не вымерли /1/. Подобная точка зрения уже высказывалась Л. Лики. Наконец, имеется также идея, согласно которой все формы человека, существовавшие после расхождения с австралопитеками, образуют лишь один политипический вид - *Homo sapiens* /16, 21/. Последняя гипотеза представляется некоторым ученым наиболее перспективной /23/. Принятие ее помогло бы преодолеть многие трудности в объяснении эволюции человека, в том числе решить проблемы происхождения рас.

Генетические особенности эволюции человека

Самое поразительное открытие, сделанное при молекулярно-генетическом сравнении человека с человекообразными обезьянами, это - чрезвычайно малые различия между этими видами. Кинг и Уилсон, проводившие разнообразное сравнение человека и шимпанзе /14/, установили, что среднее различие в первичной структуре белков между ними не превышает 0,8%, а разница нуклеотидных последовательностей общей уникальной ДНК лишь немногим больше одного процента. Генетическая дистанция, определяемая на основе электрофоретического сравнения белков, соответствует в других таксонах животных генетическим дистанциям, характерным для очень близких видов одного рода, даже

морфологически неразличимых видов-двойников. Приведенные данные подтверждены исследованиями других авторов, выполненными при помощи совершенно различных генетических методов /7, 8, 22/ и распространенными на другие виды гоминоидов. Брьос и Айяла заключают, что если бы генетические дистанции служили критерием для таксономической классификации, то человек, шимпанзе, горилла и орангутанг должны бы все быть включены в один род, а гиббоны - в другой род того же семейства /7/. О попытке менее резкого изменения классификации гоминоидов группой Гудмена отмечалось выше. В объяснении небольшой генетической дивергенции гоминоидов преобладает положение о подавлении у них скорости эволюции структурных генов. М. Гудмен показал, что за каждым анагенетическим повышением организации следует замедление скорости эволюции белков, причем эта тенденция наблюдается во всей эволюции птиц и млекопитающих, достигая своей кульминации у высших приматов /II/.

Таким образом, у гоминоидов обнаруживается парадоксальное несоответствие между генетическими и морфофизиологическими различиями, пока не известное ни в одной из групп других животных. Кинг и Уилсон пришли к выводу, что данное обстоятельство требует поиска специальных генетических механизмов, объясняющих организменную эволюцию гоминоидов вообще и большую анагенетическую эволюцию человека в частности /14/. Они выдвинули гипотезу, согласно которой эволюция гоминоидов связана с ускоренными изменениями генетико-регуляторных механизмов, вызванными накоплением структурных перестроек хромосом и мутаций регуляторных генов. Однако сравнение кариотипов обнаружило также относительно небольшие различия между гоминоидами, сопоставимые с различиями между однородными видами других животных; кроме того, скорости хромосомной эволюции кажутся одинаковыми у всех высших гоминоидов, и только у гиббонов они, по-видимому, более высокие /18, 19, 28/.

Остается предположение об особой роли эволюции регуляторных генов в ходе эволюционного прогресса гоминоид, изучение которой пока недоступно. Однако можно выдвинуть некото-

рые общие тезисы о последствиях эволюции этих генов. Первый основательный анализ такого рода проведен недавно Э. Цукеркандлем /32/. Любые мутации регуляторных локусов проявляются на уровне первичных эффектов в виде количественных изменений, так как они заключаются в сдвигах степени родства между регуляторным белком и рецепторной молекулой. Однако эти количественные молекулярные изменения могут вызывать кардинальные качественные преобразования на организменном уровне. Более того, мутации различных генов какой-либо одной регуляторной системы обуславливают односторонние изменения (количественные или качественные). В результате, если группа организационно близких видов подвергается сходному давлению естественного отбора, у них может обнаружиться ортогенетически направленная эволюция. Если действие отбора на какие-то виды усиливается или получает новую точку приложения, то они могут проделать такой крупный сдвиг количественного изменения в одном и том же направлении, который может быть описан уже в терминах качественного скачка организации. Сказанное хорошо согласуется с тенденцией увеличения объема головного мозга в течение 60-70 млн. лет эволюции приматов и с революционно быстрым скачком этого объема за последних 2-3 млн. лет эволюции гоминид. При этом вполне возможно, что в основе крупных морфофизиологических новшеств не должно быть ни одной новой функции на молекулярном уровне - достаточно измененной программы регуляции проявления существующих генов. По-видимому, человеческий мозг не содержит ни одного нового белка по сравнению с мозгом шимпанзе. Уникальность его обусловлена, по всей вероятности, сдвигами в количестве, времени и месте синтеза и взаимодействия общих белков /32/.

Особенности действия факторов эволюции в антропогенезе

В теории антропогенеза много говорится о специфике факторов эволюции, в частности, о труде как специальном факторе эволюции человека. Нам представляется, что никаких особых факторов биологической эволюции человека не существовало, дело состоит лишь в особенностях действия общих факторов эволюции - наследственной изменчивости, борьбы за существование,

изоляции популяций и естественного отбора. Труд, конечно, сыграл большое значение, но не как новый фактор эволюции, а как принципиально новая точка приложения естественного отбора. Орудие труда — это по существу универсальный искусственный (экстрасоматический) орган, приобретающий в ходе антропогенеза постоянно возрастающее значение во взаимосвязях человека со средой, т.е. ставший главным средством борьбы за существование. С момента появления первого орудия труда отбор начал действовать на гоминиды, в первую очередь, по качеству и искусству пользования орудиями и, тем самым, влиять на способности мозга и руки.

Дело осложняется тем, что с самого начала гоминиды были общественными животными. После возникновения трудовой деятельности и развития охотничьего образа жизни коллективная интеграция должна была усиливаться. Как следствие, отбор мог все больше действовать на человека через социальную среду. Наряду с индивидуальным отбором, постоянно возрастающую роль стал играть групповой отбор /5, 13, 25/, вырабатывая, по принципу обратной связи, еще более тесную интеграцию и эффективную коммуникацию, что, безусловно, вызвало дальнейшее развитие мозга. Есть предположение, согласно которому наиболее интенсивное развитие мозга связано с развитием членораздельной речи, человеческого языка /25/. Во всем этом процессе первостепенное значение могли иметь борьба и конкуренция между сходными высокоорганизованными сообществами близких видов гоминид или одного и того же вида. В таком случае действие отбора должно было быть особенно жестким и влиять в конкурирующих популяциях в одном и том же направлении. Это — как бы автокаталитическое действие интеллекта на его дальнейшую эволюцию, во взаимодействующих популяциях (вида) /32/. На определенной стадии биологического совершенства могло наступить скачкообразное повышение общественной организации и роли социального наследования, что привело к подавлению биологической эволюции.

1. Бунак В.В. Род Homo его возникновение и последующая эволюция. М., 1980, с. 328.
2. Рогинский Я.Я., Левин М.Г. Антропология. М., 1978, с. 528
3. Уомберн Ш.Д. Эволюция человека. - В кн.: Эволюция. М., 1981, с. 219-239.
4. Урысон М.И. Истоки семейства гоминид и филогенетическая дифференциация высших приматов. - В кн.: Человек. Эволюция и внутривидовая дифференциация. М., 1972, с. 9-22.
5. Харрисон Дж., Уайнер Дж., Тэннер Дж., Рейнолдс В. Эволюция человека. - В кн.: Биология человека. М., 1979, с. 13-128.
6. Alekseev V.P. Zu einigen anthropologischen Aspekten der Menschenwerdung. - In: Entstehung des Menschen und der menschlichen Gesellschaft. Berlin, 1980, S. 77-80.
7. Bruce E.J., Ayala F.J. Phylogenetic relationships between man and the apes: electrophoretic evidence. - "Evolution", 1979, vol. 33, No. 4, pp. 1040-1056.
8. Dene H.T., Goodman M., Prychodko W. Immunodiffusion evidence on the phylogeny of the Primates. - In: Molecular Anthropology. New York, London, 1976, pp. 171-195.
9. Ferris S.D., Wilson A.C., Brown W.M. Evolutionary tree for apes and humans based on cleavage maps of mitochondrial DNA. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1981, vol. 78, No. 4, pp. 2432-2436.
10. Fitch W.M., Langley C.H. Evolutionary rates in proteins: neutral mutations and the molecular clock. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 197-219.
11. Goodman M. Toward a genealogical description of the Primates. - In: Molecular Anthropology, 1976, pp. 321-353.
12. Heberer G. Der Ursprung des Menschen. Unser gegenwärtiger Wissenstand. Jena, 1972, S. 70.
13. Herrmann J. Die Entstehung des Menschen und der menschlichen Gesellschaft. - In: Entstehung des Menschen und menschlichen Gesellschaft. Berlin, 1980, S. 9-34.
14. King M.-C., Wilson A.C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees. - "Science", 1975, vol. 188, pp. 107-116.
15. Langley C.H., Fitch W.M. An examination of the constancy of the rate of molecular evolution. - "J. Mol. Evol.",

- 1974, vol. 3, pp. 161-177.
16. Leakey R.E., Walker A.C. Australopithecus, Homo erectus and the single species hypothesis. - "Nature", 1976, vol. 261, pp. 572-574.
 17. Matsuda G. Evolution of the primary structures of Primate and other Vertebrate hemoglobins. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 223-237.
 18. Miller D.A. Evolution of Primate chromosomes. - "Science", 1977, vol. 198, No. 4322, pp. 1116-1124.
 19. Miller D.A., Pirschein I.L., Dev V.G., Tantravahi R., Miller O.J. The gorilla karyotype: chromosome lengths and polymorphisms. - "Cytogenet. Cell Genet.", 1974, vol. 13, pp. 536-550.
 20. Pilbeam D. Rethinking human origins. - "Discovery", 1978, vol. 13, No. 1, pp. 2-9.
 21. Robinson J.T. Homo "habilis" and the Australopithecines. - "Nature", 1965, vol. 205, No. 4966.
 22. Sarich V.M., Cronin J.E. Molecular systematics of the Primates. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 141-170.
 23. Simon K. Evolution and Systematik des Menschen. - In: Kleine Enzyklopädie Leben. Leipzig, 1976, S. 692-719.
 24. Simons E.L. The fossil record of Primates phylogeny. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 35-62.
 25. Stebbins G.L. Evolutionsprozesse. Jena, 1968.
 26. Tashian R.E., Goodman M., Ferrel R.E., Tanis R.J. Evolution of carbonic anhydrase in Primates and other mammals. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 301-319.
 27. Trinkaus E., Howells W.W. The Neanderthals. - "Scientific Am.", 1979, vol. 241, No. 6, pp. 94-104.
 28. Turleau C., de Grouchy J. New observations on the human and chimpanzee karyotypes. - "Humangenetik", 1973, vol. 20, pp. 151-157.
 29. Ullrich H. Fortschritte und Probleme in der Evolution der Hominiden. - In: Entstehung des Menschen und der

- menschlichen Gesellschaft. Berlin, 1980, S. 35-67.
30. Walker A. Splitting times among Hominoids deduced from the fossil record. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 63-77.
 31. Wilson A.C., Sarich V.M. A molecular time scale for human evolution. - Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1969, vol. 63, No. 4, pp. 1088-1093.
 32. Zuckerkandl E. Programs of gene action and progressive evolution. - In: Molecular Anthropology, New York, London, 1976, pp. 387-447.

PROBLEMS OF THE EVOLUTION OF MAN

M. Viikmaa

The main idea of the paper is based on the assumption that difficulties and misunderstandings in the objective interpretation of the data and the essence of anthropogenesis are connected with some theoretical prejudices. They include an idea of the particular uniqueness of man, a typological approach in the taxonomic characterization of hominoid fossils, a highly gradual treatment of the evolution of hominids, etc.

The traditional classification of hominoids based on the fossil record and comparative anatomy do not show correctly the phylogenetic relationships. Molecular-genetical comparisons do reflect the objective genealogical relationships, but, at the same time, they require the lowering of the taxonomic range of man and pongids to an extent that is incompatible with the criteria of zoosystematics.

Such problems as the divergence time of hominids, the origin and further evolution of the genus *Homo* and the genetical peculiarities of the evolution of man are considered. Due to the existence of numerous contradictions it is difficult to solve them on the basis of the data available.

The rate of the structural gene evolution (molecular

clock) of hominoids seems to have become slower. The acceleration of the regulatory gene evolution accounts for extensive anagenesis and high morphophysiological divergence. It appears that the accumulation of quantitative changes of regulatory systems at the molecular level may lead to considerable qualitative changes at the organismic level of integration, besides, such changes may be orthogenetically canalized. With the rise of the ability of making tools natural selection became a new powerful means leading to steep acceleration of the hominid evolution.

О НАУЧНОМ НАСЛЕДИИ ДАРВИНА

Х. Каллак

В 1982 году проходит 100 лет со дня кончины Чарлза Дарвина, одного из выдающихся представителей научной мысли 19-го века. Научное наследие Дарвина – это многочисленные объемистые труды, посвященные самым разным проблемам естествознания. Однако основное достижение Дарвина состоит в создании эволюционной теории, впервые вскрывшей реальные факторы исторического развития живой природы и тем самым доказавшей универсальность и закономерный характер органической эволюции. По словам Э. Майра, "... эта теория, позднее модифицированная и истолкованная на основе положений генетики, служит сейчас тем стержнем, вокруг которого строится вся современная биология" /5, с. 12/.

Датой создания дарвиновской теории эволюции считается 1859 г. – год публикации книги "Происхождение видов путем естественного отбора или выживание наиболее приспособленных в борьбе за жизнь". В основе теории лежит идея естественного отбора как ведущего фактора эволюции. Исходя из индивидуальной изменчивости и обстоятельства, что особей рождается гораздо больше, чем может выжить, Дарвин сделал заключение, что "особи, обладающие хотя-бы самым маловажным преимуществом перед остальными, будут иметь более шансов на сохранение и размножение своего рода" /3, с. 138/. Следствием естественного отбора является приспособление организмов к окружающей

среде и образование новых видов. Вслед за "Происхождением видов..." Дарвин написал не менее важные с точки зрения эволюционной теории произведения "Изменения домашних животных и культурных растений" (1868) и "Происхождение человека и половой отбор" (1871). Этими работами Дарвин начертал основные контуры селекционной теории эволюции и заложил основу для формирования эволюционной биологии. Но Дарвин не создал догмы, завершающей развитие эволюционной идеи. Оценивая роль Дарвина в истории биологии, Шмальгаузен писал: "Как всякое крупное достижение человеческой мысли дарвинизм, с одной стороны, послужил чрезвычайно мощным толчком для развития всех биологических дисциплин и, с другой стороны, сама эволюционная теория подлежала дальнейшей разработке и подъему на высшую ступень" /6, с. 204/. Следовательно, при рассмотрении и оценке наследия Дарвина нельзя ограничиваться одним лишь изложением основных постулатов его теории, а необходимо оставаться также на судьбе этой теории в руках наследников, т.е. эволюционистов после Дарвина.

Непосредственные наследники Дарвина - это его современники, представители т.н. классического дарвинизма (Уоллес, Гексли, Геккель, Зейдлиц и др.), которые накапливали новые факты и сделали новые частные обобщения, подкрепляющие и дополняющие теорию Дарвина. Историческая роль классического дарвинизма состоит, главным образом, в пропаганде и защите основных положений дарвиновского учения. Зато следующие поколения дарвинистов сталкивались с проблемами, вытекавшими из новых открытий в биологии и связанных с ними новых форм антидарвиновских учений.

Большинство возражений, высказанных против теории Дарвина в течение вековой истории эволюционизма, связано с источником эволюционных изменений - наследственной изменчивостью. Так, механоламаркисты, исходя из результатов своих экспериментов, утверждали, что наследственные изменения происходят адекватно изменениям среды и виды приспосабливаются без действия отбора. В ответ на неоламаркистское учение о наследовании приобретенных признаков Август Вейсман в конце прошлого века разработал концепцию неodarвинизма, в основе которого

лежали идеи о зародышевом пути и зародышевом отборе. Однако в распоряжении Вейсмана не было соответствующих фактов и современники (а также биологи последующих поколений) не сумели правильно оценить идеи этого видного теоретика о сущности наследственной изменчивости.

Переоткрытие законов Менделя и создание хромосомной теории наследственности в начале XX века привело к парадоксальному противопоставлению "точной экспериментальной генетики" якобы "спекулятивному и устаревшему дарвинизму". Первые менделисты не признавали теорию естественного отбора. Однако кризисная ситуация завершилась не созданием новой антиселекционной теории эволюции (хотя некоторые попытки в этом направлении и были сделаны), а появлением новой усовершенствованной формы селекционизма - синтетической теории эволюции (СТЭ), суть которой состояла в синтезе менделевской генетики и дарвинизма.

В 30-40-ых годах нашего века в работах Добжанского, Райта, Гексли, Майра, Симпсона и других видных представителей СТЭ были сформулированы основные положения этого направления: "полное отрицание наследования приобретенных признаков, подчеркивание постепенного эволюционного процесса, ясное понимание того, что эволюционные явления происходят на популяционном уровне, и подтверждение всеобъемлющего значения естественного отбора" /5, с. 24/. Эволюционные изменения происходят в два этапа: на первом этапе создается генетическая изменчивость (в результате мутаций, рекомбинаций и случайных событий), а на втором эта изменчивость подвергается упорядочению путем естественного отбора. Значительная часть изменчивости, возникающей на первом этапе, носит случайный характер: она не вызвана потребностями организма или особенностями окружающей среды. Естественный отбор определяет направление эволюции, повышая приспособленность к условиям жизни, способствуя специализации, давая начало адаптивной радиации или эволюционному прогрессу.

За годы, отделяющие нас от формирования СТЭ, в биологии, особенно в молекулярной биологии, сделаны многие значимые открытия, сравнимые разве с достижениями генетики в начале

века, которые не могли не сказаться на состоянии эволюционной теории. Вместе с новыми знаниями появились и новые проблемы, возникли новые толкования механизма и факторов эволюции. Практически повторилась ситуация, сложившаяся в первые десятилетия XX века, когда генетику противопоставляли селекционизму. С 60-ых годов рядом авторов (Кимура, Охта, Кинг, Джукс и др.) развивается концепция т.н. неदारвиновской или нейтральной эволюции, согласно которой эволюционные изменения нуклеиновых кислот и белков не подчиняются или лишь частично подчиняются действию естественного отбора [12, 13]. Естественный отбор действует только на фенотипическом уровне. В молекулярной эволюции определяющим фактором служит дрейф генов, ибо генные мутации в виде замещения нуклеотидов ДНК в значительной мере нейтральны. В подтверждение своих постулатов нейтралисты выдвинули ряд аргументов, из которых наибольшего внимания заслуживают следующие: 1) для данного белка скорость эволюции, выраженная числом аминокислотных замещений в год, примерно постоянна и для различных филогенетических линий совпадает; 2) при поддержании белкового полиморфизма на основе селективного преимущества гетерозигот популяции должны были бы нести огромный сегрегационный груз. Нейтралисты утверждают, что различные темпы эволюции разных белков определяются структурой и функцией молекул (прежде всего функциональными ограничениями), а не условиями среды.

Невольно спрашивается, насколько оправдано резкое противопоставление нейтрализма селекционизму, не является ли это временным взаимным недопониманием, раньше или позже завершающимся очередным синтезом селекционной теории эволюции с новыми данными биологии. В истории эволюционизма известны случаи, когда ярые критики объективно способствовали развитию дарвинизма, в то время как безоговорочные защитники задерживали его.

Видные представители современной СТЭ (Айала, Грант, Райт и др.) не отрицают роли нейтральных мутаций или дрейфа генов в эволюции. Они признают, что наряду с детерминирующими факторами в эволюции действуют и факторы случайного ха-

рактера. К тому же, нейтральные изменения и статистический характер естественного отбора были не чужды также самому Дарвину: "Изменения бесполезные и невредные не будут подчиняться действию отбора, а представляют непостоянный, колеблющийся элемент, быть может, наблюдаемый нами в некоторых полиморфных видах, или же будут, в конце концов, закреплены благодаря природе организма или свойствам окружающих условий" /3, с. 139/. Однако, в отличие от нейтралистов, современные селекционисты не видят в дрейфе генов ведущего фактора эволюции, исключаящего эффекты действия отбора на молекулярном уровне. Имеются данные, демонстрирующие роль отбора в эволюции ДНК и белков /4, 7, 8, 9, 11/. Замены нуклеотидов и соответствующих аминокислот далеко не всегда случайны. В некоторых ситуациях дрейф генов может содействовать отбору, и тогда темпы эволюции значительно ускоряются.

С другой стороны, нейтралисты не отрицают роль естественного отбора, но считают, что основное поле действия отбора — это фенотипы. На молекулярном уровне действие отбора ограничивается элиминацией вредных мутаций. Получаются две формы эволюции — фенотипическая и молекулярная, отличающиеся друг от друга по механизму и следствиям. При этом допускается селективная основа полиморфизма у некоторых энзимов и признается, что постоянство скоростей молекулярной эволюции не абсолютно.

Сравнивая точки зрения нейтралистов и селекционистов на сферу действия и эволюционную роль естественного отбора, нельзя упускать из виду то обстоятельство, что селекционисты также рассматривают фенотип как основную непосредственную единицу отбора. Отдельные гены, тем более отдельные сайты генов не имеют собственной фиксированной селективной ценности. Селективная ценность того или другого гена определяется его приемлемостью в данной генетической системе /15/. Ценность соответствующих генотипов и целых генофондов, в свою очередь, определяется сложными взаимоотношениями между фенотипами и условиями жизни. Поскольку гены подвергаются отбору целыми группами, то цена, которую приходится платить за поддержание генетической изменчивости, гораздо ниже, чем

считали вначале.

Исследования последних лет со все большей ясностью свидетельствуют о необходимости системного подхода к явлениям эволюции. Приходится учитывать, что генетический материал как субстрат эволюции организован в виде сложной многоуровневой системы, сформированной в процессе длительной эволюции организмов. В состав генетической системы входят как более постоянные, так и более лабильные элементы, совместно определяющие целостность и гибкость этой системы. На молекулярном уровне постоянными или облигаторными элементами являются структурные гены, а роль лабильных элементов играют транспозоны, плазмиды, эндогенные вирусы и другие т.н. факультативные генетические компоненты. Аналогичная картина выявлена на хромосомном уровне: полифункциональные гетерохроматиновые участки выполняют роль лабильного компонента, допускающего как онтогенетическую, так и филогенетическую адаптацию; относительно консервативные эухроматиновые участки служат хранилищами уникальных структурных генов. На уровне генофонда можно различать мономорфные и полиморфные локусы. Первые из них определяют белки, изменчивость которых недопустима и соответствующие мутации должны отсекаются стабилизирующим отбором /1/. Зато полиморфные локусы связаны с второстепенными адаптивными свойствами вида, изменчивость которых относительно нейтральна.

Кроме системной организации генетического материала, приходится учитывать и то обстоятельство, что субстрат эволюции состоит не из одного генетического материала: в его состав входят также генетические продукты матричной активности генетических элементов, от отдельных белковых молекул до целых фенотипов. Следовательно, для понимания субстрата эволюции необходимо определить взаимосвязи между всеми компонентами и уровнями этой гетерогенной системы. Можно полагать, что между разными уровнями субстрата эволюции имеет место определенное соответствие, т.е. изменения, происходящие на молекулярном уровне, отражаются и на более высоких уровнях, включая фенотип. Однако из целостности системы не следует однозначного соответствия между всеми уровнями орга-

низации. Изменения, происходящие в молекулярной структуре ДНК, не обязательно однозначно отражаются на первичной или третичной структурах белков /2/. Еще более опосредованными и неоднозначными являются изменения комплексных признаков или целых фенотипов по сравнению с соответствующими изменениями ДНК. Неудивительно, что при подходе к механизму эволюции с крайних уровней организации (молекулярной и фенетической) возникают некоторые противоречия и недопонимания. Проблема осложняется еще и наименьшей изученностью промежуточных уровней (механизмов онтогенеза).

Рассмотрение генетического материала в виде определенной системы позволяет лучше понять некоторые эволюционные ограничения, обусловленные взаимодействием компонентов и уровней этой системы и проявляющиеся, например, в спектрах мутаций или дифференциальной мутабельности разных генов и организмов. В связи с этим уместно напомнить, что в числе факторов, определяющих наследственную изменчивость, Дарвин выделил т.н. "природу организма", хотя и не сумел раскрыть конкретное содержание данного фактора.

По сравнению с дарвиновской эпохой, значительно углубилось представление не только об источниках генетической гетерогенности, но и о факторах, поддерживающих ее в популяции. Если Дарвин разработал, в основном, принцип отбора, ведущего к видообразованию, а Шмальгаузен обогатил теорию отбора постулатом о стабилизирующей роли отбора, то в последнее время особого внимания заслуживают т.н. гетерозиготирующая и частотно-зависимая формы отбора, поддерживающие сбалансированный полиморфизм. Уже в начале 20-ых гг. Райтом была разработана балансовая теория полиморфизма, соответствием которой виды являются не панмиктическими совокупностями особей, а разделены на многочисленные популяции, между которыми поток генов значительно ограничен /15/. В определении полиморфной структуры вида участвуют как отбор, так и дрейф генов, причем действие дрейфа не обязательно противопоставляется действию отбора.

Некоторыми палеонтологами выдвинута концепция прерывистого равновесия, согласно которой виды остаются неизменными

в течение сотен тысяч и даже миллионов лет и преобразуются в новые виды относительно быстро, скачкообразно /14/. Сторонники прерывистого равновесия утверждают, что эта концепция несовместима с СТЭ, которая признает якобы только постепенную эволюцию. Признание скачкообразного видообразования - точка зрения среди палеонтологов, некритически относящихся к прерывистости и неполноте палеонтологического материала, не новая. Но из этого не следует необходимости создания новой эволюционной теории. Селекционная теория не исключает возможность прерывистого равновесия. Наряду с постепенной филетической эволюцией возможны и относительно быстрые эволюционные изменения, например, в виде т.н. квантового видообразования - непосредственного перехода от локальной расы к новому виду /10/. Совместное действие отбора и дрейфа генов в некоторой степени уменьшает плату за отбор, ограничивающую скорость этого процесса.

В заключение следует еще раз подчеркнуть основное достоинство селекционной теории эволюции: ее способность вбирать в себя все новые идеи и новые знания. Вековая история научного наследия Дарвина - это постоянное обогащение и совершенствование селекционной теории эволюции в соответствии с развитием биологии. Основной задачей современного этапа развития можно признать синтез знаний и идей, отражающих механизм эволюции на самых разных уровнях организации живого, от молекулярного до биосферного.

1. Алтухов Ю.П., Дуброва Ю.Е. Биохимический полиморфизм популяций и его биологическое значение. - "Успехи соврем. биол.", 1981, № 3, с. 467-480.
2. Волькенштейн М.В. Физический смысл нейтралистской теории эволюции. - "Ж. общ. биол.", 1981, № 5, с. 680-686.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1952. 483 с.
4. Кирпичников В.С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой неदारвиновской эволюции. - "Успехи соврем. биол.", 1972, № 2, с. 231-246.
5. Майр Э. Эволюция. - В сб.: Эволюция. М., 1981, с. II-31.
6. Шмальгаузен И.И. Дарвинизм и неodarвинизм. - "Успехи

соврем. биол.", 1939, № 2, с. 204-216.

7. Ayala F.J. Adaptive evolution of proteins. - "Acta Biol. Jugosl.", 1977, No. 1, pp. 1-15.
8. Grant V. Organic Evolution. San Francisco, 1977.
9. Johnson G.B. Evidence that enzyme polymorphisms are not selectively neutral. - "Nature. New Biology", 1972, No. 75, pp. 170-171.
10. Jukes T.H. Silent nucleotide substitutions and the molecular evolutionary clock. - "Science", 1980, No. 4473, pp. 973-978.
11. Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. - "Sci. Amer.", 1979, No. 5, pp. 94-104.
12. Stebbins, G.L., Ayala F.J. Is a new evolutionary synthesis necessary? - "Science", 1981, No. 4511, pp. 967-971.
13. Wright S. Genic and organismic evolution. - "Evolution", 1980, No. 5, pp. 825-843.

ON DARWIN'S SCIENTIFIC HERITAGE

H. Kallak

The most important contribution of Charles Darwin to the history of science was the development of the theory of natural selection, which provided a causal explanation of the evolutionary origin of species. However, Darwin did not establish a dogma, but set up a scientific school capable of subsequent development and improvement. The history of Darwinism can be regarded as a process of continuous reinforcement and enrichment of selection theory by experimental and theoretical advances in science, whereas the periods of crisis were followed by the periods of new synthesis. The birth of population genetics in the 1920s put an end to the suspicions in respect of the guiding role of natural selection in evolution and opened the way to synthesis of the selection theory with Mendelian principles of heredity.

The birth of molecular biology in the 1950s considerably

affected the modern selectionist theory as it provided evolutionists with new valuable methods. Since the 1960s some molecular biologists (Kimura, Jukes and others) have claimed that the evolutionary changes at the molecular level and variability within a species are mostly caused by the random drift of selectively neutral mutant genes. According to the neutralist or so-called non-Darwinian theory the laws governing molecular evolution are different from those governing phenotypic evolution. As a matter of fact, the controversies between the neutralist and the selectionist theory are not of fundamental character. The modern selectionist theory does not deny the evolutionary role of random drift, only the latter is not recognized as an alternative process to selection. Differences in the interpretations of the mechanism of evolution can be partly explained by approaching evolutionary phenomena from different levels of biological organization. Changes taking place at the molecular level need not necessarily be adequately reflected at the phenotypic level.

The central task of the modern evolutionary theory consists in synthesizing of the data and theories treating the mechanism of evolutionary changes at different levels of biological organization, from molecules to ecosystems.

ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ КАК МЕТАТЕОРЕТИЧЕСКИЙ
ВОПРОС ОСНОВАНИЙ СОВРЕМЕННОЙ
БИОЛОГИИ И ТЕОРИЯ Ч. ДАРВИНА

Т. Лойт

В широкой и разносторонней методологической проблематике современного биологического познания одной из центральных, привлекающих к себе более широкий интерес является проблема теоретического статуса биологического знания и его дальнейшей теоретизации. Глубокие гносеологические корни возникновения этой проблемы перед современной биологией скрываются в противоречиях развертывания в ней "новейшей" революции. В данном случае основное заключается в том, что современная революция в биологии началась и развертывается до сих пор главным образом на эмпирическом уровне исследования живого на основе широкого применения в биологии в общем-то новых для нее методов исследования из арсенала физико-химических и математических наук, кибернетики и т.д. Применение указанных методов в биологии осуществлялось, однако, преимущественно "в кредит", в порядке "методологической экспансии", без достаточного теоретико-концептуального и методологического обоснования. К.М. Сытник и П.С. Дышлевый, применяя разработанную ими концепцию логики развития научных революций для оценки состояния современной биологии, делают заключение, что новейшая революция в биологии находится еще на первом этапе своего развития, на этапе формирования эмпирических,

теоретико-методологических и ценностных предпосылок /1, с. 222/. С данной оценкой можно в основном согласиться, хотя реальные процессы революционного развития современной биологии разворачиваются гораздо более сложно, чем это представлено в сильно идеализированной схеме логики научных революций, предложенной упомянутыми авторами, которая, кроме того, страдает некоторыми непоследовательностями^ж.

Сущность современной революции в биологии складывается из совокупности успехов и достижений молекулярной биологии /2, с. 11-15; 3, с. 26; 4, с. 132/. По нашему мнению, В.Л. Астауров весьма метко охарактеризовал роль исследований на молекулярном уровне живого в развитии современной биологии, когда он писал: "Фундаментальные открытия, сделанные в середине нашего века в области молекулярных основ наследственности и биосинтеза белков, сопровождались подлинной научно-технической революцией в биологии" /5, с. 6/. Однако, как в литературе обоснованно отмечается, нынешняя биологическая революция далеко не ограничивается переходом на молекулярный уровень исследования и достижениями в этой области. Без преувеличения можно сказать, что суть дела заключается в тех качественных сдвигах самого характера познания жизни, которые произошли в биологии вследствие "молекулярного переворота, и в тех методологических следствиях и логико-гносеологических выводах, которые были сделаны в связи с бурным развитием молекулярной биологии /6, с. 7, 207; 8, с. 4-5/. Основное здесь заключается в том, что успехи молекулярной

^ж Например, в одном месте авторы выделяют методологические установки как один из основных элементов оснований науки и включают выработку их в содержание второго, кульминационного этапа логики развития научных революций /1, с. 213/. Однако в других местах методологические установки включены в состав теоретико-методологических предпосылок, образование которых вместе с образованием эмпирических и ценностных предпосылок определяется авторами в качестве первого этапа научной революции /1, с. 208-212/.

биологии не просто расширили арсенал средств исследования живого и не только углубили наше знание о живом, а принесли в биологию, используя терминологию Т. Куна, существенные парадигмальные изменения, изменения в той части или сфере биологического знания, которую мы предпочитаем называть методологическим сознанием биологической науки. Это значит, что вместе с новыми методами и средствами исследования в биологию проникло также новое представление о том, каким вообще должно быть научное познание живого, включающее новое представление об объекте исследования, о самом подходе к жизненным явлениям, о постановке исследовательских задач, о приемах и средствах их решения, о модельных ситуациях биологического исследования, о типе научного объяснения и т.п. На данной почве в современной биологии образовалось интенсивное "теоретическое движение", нацеленное на переосмысление глубинных методологических и теоретических основ биологического знания, на повышение его теоретического уровня и организацию соответственно его новому эмпирическому состоянию. Конечная цель указанного движения состоит в построении истинной теоретической биологии.

Современная революция в биологии затрагивает, таким образом, начала биологической науки. В силу этого относительно проблемы теоретического статуса биологического знания и его дальнейшего развития мы имеем дело не просто с расхождениями во взглядах на отдельные вопросы, как, например, определение тех или иных понятий, истолкование тех или иных свойств, функций, структурных элементов живого и т.п. Здесь, по сути дела, сталкиваются различные парадигмы науки. Данное обстоятельство отчетливо обнаруживается в одной из центральных методологических проблем дальнейшей разработки теоретико-концептуального базиса биологии - в проблеме взаимоотношения так называемой традиционной или классической биологии и новой биологии XX века, связанной с ситуацией, которую Т.Г. Уотерман образно назвал "раздвоением личности" современной биологии /9, с. 29/. В этой проблеме "старого" и "нового" переплетаются и как бы в концентрированном виде выявляются многие принципиальные вопросы по от-

ношению к исходным общегносеологическим, теоретико-методологическим и концептуальным, а также ценностным предпосылкам трактовки как сущности и научного статуса современной биологии, так и выбора путей, способов и средств ее дальнейшего развития.

Отмеченное "раздвоение личности" заключается в существовании как будто двух лагерей или даже двух в значительной мере самостоятельных областей науки в рамках той области научного познания, которая именуется биологией. С одной стороны, традиционные отрасли и направления изучения жизни, нередко называемые "чисто биологическими" или "натуралистическими", и с другой – новые направления и отрасли в исследовании жизни, которые в основном формировались и широко развивались в наш век, опираясь на экспериментальный и теоретический аппараты физики, химии, математики, кибернетики. Когда ссылаются на данное проявление дифференциации современного биологического познания, нередко не ограничиваются различием "старой" и "новой" биологии: традиционные и современные методы, проблематика, научные конструкции и концептуальные системы биологии истолковываются как противостоящие и даже взаимоисключающие. При этом в большинстве случаев "старая" биология явно или неявно оценивается как устаревшая или недостигшая еще статуса подлинной науки. Напротив, новая биология XX века рассматривается как исследование живого по иному пути – по пути строгих экспериментов, высокоразвитых теоретических построений, сближающих эти биологические исследования с точными отраслями современного естествознания – с физикой и химией, на основе привлечения методов которых к объекту биологического исследования эта новая биология фактически и родилась. Многие авторы считают, что между биологией, по крайней мере в ее традиционном смысле, и точными науками, вроде физики, имеется принципиальное различие. Дж. Бернал, например, считал, что такое различие в своей основе имеет философский характер /4, с. IIО–III/. Вследствие этого "брожения", внесенному в биологию достижениями исследований на молекулярном уровне, характерны, как отмечает И. Энгельберг, с одной стороны, потеря веры у боль-

ней части биологов в способности своей науки, во всяком случае в традиционных интенциях, решать фундаментальные проблемы биологического познания и, с другой — связывание дальнейшего прогресса в данной области по крайней мере с новой биологией, а в более сильной форме — вообще с небιологическими науками: физикой, химией, математикой /IО, с. 24I/. Противоречивый ход современной революции в биологии породил одну из характерных для ее методологического сознания черт, которая отчетливо прослеживается уже в течение двух десятков лет и которую Б.Л. Токин охарактеризовал как мнение о том, что биологии необходимы новые, революционизирующие теории, новые биологические понятия и обобщения /II, с. 32/. Положение в этом отношении существенно не изменилось "к лучшему". В методологическом сознании (как в самой биологии, так и вне ее) главенствует оценка общей ситуации в области биологического знания как переходной стадии от описательной "естественной истории" к точной, теоретически зрелой науке в истинном смысле слова. Во всяком случае фактом является наличие в современной науке о жизни не только различного типа эмпирического материала, но и различных в теоретико-познавательном отношении теоретических построений и методологических подходов, ведущее порок к взаимному антагонизму.

Одним из аспектов проблемы соотношения "старого" и "нового", имеющего, пожалуй, значение более принципиального характера, чем остальные, является вопрос о соотношении эволюционного подхода и развиваемых в рамках современного "теоретического движения" подходов относительно жизни, научного описания и теоретической реконструкции ее сущности, основных характеристик и закономерностей. Обычно при обсуждении необходимости разработки методологической и теоретической систем биологического знания на основе новых достижений современной науки эволюционную биологию зачисляют также в лагерь традиционной "устаревшей" биологии. А развиваемые "новой" биологией подходы, принципы, средства и способы описания, объяснения и выражения жизненных явлений оцениваются как принципиально "новое мировоззрение" биологии, как

истинно теоретико-методологический базис современной науки о жизни, в отличие от эволюционной теории, служащей до сих пор руководящим общебиологическим и методологическим центром биологического знания, но представляющей собой, по этим же оценкам, как и вся классическая биология, в основном описательную биологию, в лучшем случае лишь "частную теорию" жизни или "первичное теоретическое образование".

Таким образом, в современной биологии образовалась своеобразная проблемная ситуация. Не считая отдельных рецидивов неокреационистского толка, исходящих, главным образом, не из научных, а из открыто идеологических намерений, биологическая эволюция как факт уже давно не представляет собой проблемы для современной биологии. В общем не отрицаются сами по себе и принцип эволюции, и исторический метод в качестве компонентов системы современного биологического познания, современного "биологического стиля" мышления, в том числе также со стороны многих убежденных поборников коренного пересмотра методологической и концептуальной систем биологии и создания истинной теоретической биологии путем физикализации, математизации или кибернетизации знания о живом. Тем не менее, нельзя не констатировать факт проявления определенной тенденции к "девальвации" концептуального и методологического значения эволюционизма для современной биологии. По содержанию основной аргументации здесь в общем и, разумеется, с определенной условностью можно выделить три направления. Первое из них, могущее быть названным специально-научным концептуальным подходом, характеризуется оценкой эволюционной теории в ее существующем теоретико-концептуальном содержании и форме как частная теория, как теория лишь одного уровня живого, которая в основных чертах уже завершена и которая в современных, новых условиях исследования живого не в состоянии служить фундаментом для общебиологического синтеза. Типичной данному направлению можно считать точку зрения К.М. Хайлова. По его мнению, вся классическая биология, в том числе эволюционный подход в нынешнем виде, является биологией организменного уровня. В силу того, что современная биология добавила к числу своих

объектов исследования ряд надорганизменных уровней строения живой природы в виде сообществ организмов, экосистемы и биосферы в целом, эволюционный подход требует для своего развития новых масштабов и понятийных форм. По К.М. Хайлову, это не означает умаления дарвинизма как теории эволюции организмов и видов, а говорит о необходимости поиска специфических закономерностей, свойственных каждому из экологических уровней и не сводимых к процессу отбора. Согласно К.М. Хайлову, более широкий простор для биологического мышления открывается на основе системного подхода /12, с. 532/. Как правильно указывает И.Н. Смирнов, подобная интерпретация теории Ч. Дарвина, желает того или не желает автор, фактически сводит значение дарвинизма в современной биологии на нет /13, с. 171-173/. Следует добавить, что в то же время это неизбежно означает умаление роли эволюционного подхода вообще, поскольку иной научной теории эволюции органических форм современная биология не знает, и более широкую, новую эволюционную теорию, не основанную на дарвиновских принципах, не предлагают также сторонники рассматриваемой точки зрения.

Второе направление, которое можно назвать формальным логико-методологическим подходом, дает оценку эволюционной теории на основе сравнения ее логической структуры с моделью научной теории, считаемой эпистемологическим идеалом современной науки. В большинстве случаев таковым идеалом считается гипотетико-дедуктивная модель научной теории. В итоге сопоставления с указанной моделью делается вывод, что эволюционная теория принадлежит к классу феноменологических теорий. В принципе, или во всяком случае в настоящем ее виде, она представляет собой, скорее, естественную историю, чем научную теорию в истинном смысле. Оценивая теорию эволюции Ч. Дарвина на основе такого формального логико-методологического подхода, делаются выводы, что многие ее основные понятия и принципы, в том числе принцип естественного отбора, логически не совершенны и даже ошибочны, во многих случаях приводят к тавтологии, а принятие ее в биологии объясняется, главным образом, внешними обстоятельствами,

как, например, настроениями либеральной интеллигенции либо обстоятельством, что она не встречала серьезной научной оппозиции или последняя была просто подавлена. Поэтому эволюционная теория вообще не внушает доверия /14, с. 18-34; 15, с. 271-290; 16, с. 120-145; 17, с. 349-350/.

К рассматриваемому направлению по существу следует отнести также высказывания, нередко делаемые при рассмотрении современной революции в биологии. В отношении революционных свершений в современной биологии сложилась типичная проблемная ситуация. С одной стороны, несомненные качественные трансформации в области исследования живого, в силу которых обстоятельство, что биология переживает свою "новейшую" революцию, считается установленным фактом. С другой стороны, наличие существенно различных, нередко противоречивых мнений в отношении сущности указанной революции и связи с предыдущим развитием биологической науки, в том числе с такими основополагающими историко-логическими событиями, как появление теории Ч. Дарвина и становление эволюционной биологии. Подобная ситуация обусловлена, во-первых, тем, что революция в современной биологии далеко еще не завершена. Больше того, можно сказать даже, что она не достигла своей кульминации. Поэтому всестороннее осмысление ее содержания и сущности — во многом дело будущего. Во-вторых, проблемность истолкования сущности "новейшей" революции биологии обусловлена тем, что ни современная история науки, ни ее методология, вообще науковедение, не сумели пока разработать удовлетворительную единую концепцию научных революций. Хотя советскими исследователями и проделана в этой области значительная работа, разные авторы придерживаются весьма различных точек зрения уже относительно важнейших признаков научной революции /см., например, 33/. Касательно революции в современной биологии ко всему сказанному во многих случаях добавляется незнание и непонимание разработанных биологией понятий, принципов, концепций и теорий.

В то же время нельзя не отметить, что образовался какой-то стандарт критериев, считаемый обязательным для включения почти в каждое определение научной революции. Одним из

таковых является утверждение, что научная революция связана с коренной ломкой господствующих, старых понятий, методологических установок, фундаментальных теорий и заменой их новыми. И когда речь идет о революционном развитии современной биологии, то в большинстве случаев считается обязательным декларировать, что как и в других науках, современная биологическая революция сопровождается коренной ломкой старой методологической и теоретико-концептуальной системы. При этом, как правило, не уточняется, какие именно старые понятия, принципы и теории заменяются новыми. Однако речь идет именно о ломке фундаментальных методологических и теоретико-концептуальных представлений в ходе революции, а не о второстепенных дополнениях или уточнениях. Здесь нельзя забывать, что в фундаменте современной биологии лежит теория Ч. Дарвина, принципиальную правоту которой весь ход биологического познания до сих пор только подтверждает. В силу этого логика общего утверждения, что революция в современной биологии означает смену ее господствующего методологического и теоретического ядра, с необходимостью ведет к заключению, что, должно быть, отброшена и теория эволюции с его ядром — с теорией Ч. Дарвина. Типичным такого рода рассуждением является, например, утверждение З.В. Кагановой. Указывая, что развитие современной биологии происходит в условиях научно-теоретической революции, автор в категорической форме заявляет: " В этот период происходит крутая ломка основных понятий, методологических принципов, теоретических положений, всей сферы теоретического мышления в биологии" /18, с. 32/.

Ряд авторов, характеризуя общую познавательную сущность современной биологической революции в таком же духе, не оставляют при этом сомнений в отношении конкретного адресата коренных преобразований. Так, например, К.М. Сытник и П.С. Дышлевый, считая, что современная биологическая революция сопровождается коренной ломкой старой системы теоретико-методологических предпосылок биологического познания и выработкой новой, прямо пишут, что эта новая система отличается от аналогичных логических форм в других отраслях естество-

знания "... диалектическим единством противоположных характеристик, то, чего не было в методологических установках дарвинской теории эволюции" /I, с. 223; выделено нами/. По мнению указанных авторов, будущее биологическое познание будет опираться на диалектическое сочетание структурного и исторического, диалектическое понимание причинности, учитывающее диалектику необходимости и случайности, внутреннего и внешнего через единство функционально-целевого и статистико-вероятностного подходов, и т.д. /там же/. По нашему мнению, комментарии здесь излишни. Напомним лишь общеизвестную, именно противоположную оценку теории Ч. Дарвина по перечисленным пунктам, данную К. Марксом и Ф. Энгельсом.

Таким образом, нельзя не констатировать, что в ходе обсуждения проблемы начал современного биологического познания, затронутой развитием молекулярной биологии, в очередной раз брошен определенный вызов эволюционному подходу и его теоретическому и методологическому базису - теории Ч. Дарвина. Данная ситуация весьма метко охарактеризована Т. Добжанским: "Очарование и блеск порождают энтузиазм и оптимизм, они могут также ослеплять и завязывать глаза ... многие стали думать, что только молекулярная биология есть биология, заслуживающая уважения" /19, с. 12/. Проявления такого умонастроения весьма многообразны: начиная от прямого объявления биологии только частью физики и химии и кончая безоговорочными утверждениями замены всей методологической и теоретической системы биологии в ходе революции, вызванной достижениями исследований на молекулярном уровне. Так или иначе, но объективно подобные утверждения образовали единое русло устремлений тех, которых Т. Добжанский назвал "снесущими степень силы эволюционного способа мышления в биологии" /20/.

Совершенно открыто в современной ситуации выступает против учения Ч. Дарвина третье направление, которое может быть названо общефилософским. По своему составу представителей и конкретной проблематике, а также по развиваемым взглядам это весьма гетерогенное течение. В западной литературе к нему причисляются, во-первых, авторы, принимающие в каче-

стве исходной гносеологической установки кантовскую схему соотношения явления и сущности и вместе с научным познанием вообще оценивающие эволюционную теорию лишь как истину "вторичных причин", а не сущности жизни /21, 29, 23/. Во-вторых, авторы, которые, спекулируя спецификой живого в виде целесообразности, целостности и т.п., обвиняют объяснение жизни путем физико-химических терминов материи и энергии в "машинности". По их мнению, физико-химические и кибернетические исследования, открывая перед нами специфику живого, в то же время не в состоянии объяснить эту специфику. Для понимания жизни требуется более глубокий "метафизический" подход, рассмотрение ее в "суперструктуре" целесообразности, целостности, внутренних импульсов /24, 25, 26/. Их всех объединяет открытое обращение к виталистическим и телеологическим принципам объяснения жизни.

В советской литературе последнего десятилетия против теории Ч. Дарвина на ярко выраженной философской основе выступал А.А. Любищев. По его оценке, "классический дарвинизм не только основан на философии механического материализма, но и является важным его дополнением, куполом здания механического материализма", а его конгенитальность марксизму, на что обычно ссылаются, кажущаяся. Поэтому необходим "пересмотр философских оснований эволюционного учения" /27, с. 43-44/. Такой пересмотр считает нужным также Б.А. Домбровский, который указывает, что дарвиновская теория естественного отбора сконструирована антропоморфически на основе искусственного отбора, поэтому она субъективна и не научна, заимствована у консервативных английских животноводов и вообще основана на буржуазной методологии /28, с. 10-12/. Некоторый интерес здесь может представлять, пожалуй, только факт, что, по сути дела, оба автора оценивают дарвиновский принцип отбора выгодных для существования изменений как финалистическую идею. Но если А.А. Любищев усматривает в этом восстановление Дарвином эвристического значения конечных причин, оценивая это как его единственную заслугу, то, согласно Б.А. Домбровскому, данный принцип, как и все другие понятия, связанные с теорией естественного отбора, — полезность, приспособ-

собление, выгода - просто буржуазные пережитки.

Без преувеличения можно сказать, что в виде метатеоретического вопроса о роли и месте эволюционизма в методологической и концептуальной системе современного биологического познания проблема эволюции не только существует для науки о жизни наших дней, но, пожалуй, вновь выдвинулась на передний край теоретических и методологических вопросов современной биологии на его пути к целостному описанию и объяснению жизни и ее явлений. Почва для возникновения данной проблемы в виде определенной познавательной ситуации создана самим развитием биологической науки в течение последних десятилетий. Наиболее существенны здесь: 1) многоуровневость биологических исследований, отражающая реальные уровни иерархической организации живого. Многоуровневыми предметами исследования оказались не только живая форма материи вообще, но и все ее отличительные свойства (наследственность, эволюция, саморегуляция, активность и т.д.); 2) превращение жизни фактически в объект общенаучного исследования, который делится на типологически несходные предметные области и в котором встречаются, в том числе и в биологии в традиционном смысле, исторически сложившиеся типологически несходные подходы, методы, способы организации знания, описания и объяснения; 3) утверждение свойственной современной науке в целом тенденции к многомерному видению объектов исследования вместе с признанием закономерности множественности форм добывания знаний в науке и множественности, типового и организационного (языкового) многообразия теоретико-концептуальных схем воссоздания одного и того же объекта (феномен политеоретичности).

На данной почве главные гносеологические корни возникновения проблемы эволюции в современной биологии скрываются, во-первых, в абсолютизации отдельных подходов, методов, типов знания и теоретических реконструкций, прежде всего нововведенных, в качестве единственного выражения научной истины о жизни. Во-вторых, механическое, некритическое перенесение элементов или целой системы методологического сознания - теоретико-методологических установок, дисциплинарных матриц,

модельных ситуаций, типов решения задач, описаний и объяснений, нормативов и идеалов, разрабатываемых до сих пор в основном на базе физико-математических наук, — на область биологии, превращение их в логико-методологические императивы для биологического познания, не опираясь при этом на его собственный познавательный опыт логико-исторического развития и конкретное специфическое содержание. В рассматриваемом вопросе главную роль играет формальное применение, в основном, гипотетико-дедуктивной модели теории к оценке теоретического статуса биологического знания вообще, эволюционной теории в особенности, и самого общего представления о переломном характере научных революций в деле интерпретации происходящих в современной биологии качественных изменений.

Решение проблемы эволюции в ее современных интенциях поставило перед методологической и теоретической мыслью биологии ряд серьезных задач. Одна из них — выяснение методологической и теоретической сущности и роли эволюционизма в современной биологии. Постановка такой задачи может на первый взгляд показаться парадоксальной, поскольку после 1859 года вся биология фактически развивалась как эволюционная биология в широком смысле, т.е. как исследование явлений жизни на руководящей основе эволюционистского взгляда на живые существа, на базе общебиологической картины эволюционизма, имеющего методологическую и теоретическую модель научного исследования, описания и объяснения живого в ее эволюционном "бытии" в виде теории Ч. Дарвина. Более того, происходящие в современной биологии революционизирующие процессы не дают основания говорить о принципиальных изменениях или смене существующей фундаментальной научной картины жизни. Суть современной революции в биологии заключается, видимо, 1) в резком расширении логико-методологического и теоретико-концептуального базисов биологического познания и увеличении его многообразия в экспликации рода существенных для познания живого принципов, подходов, модельных ситуаций и т.п., таких как, например, идея иерархического строения живого, принцип системности, т.н. популяционный

стиль мышления и т.п.; 2) в широком внедрении в биологию схемы количественных исследований. Словом, в логико-методологической и теоретико-концептуальной системе биологии (если угодно, в ее парадигме) сформировались новые "идейные" центры.

Этот процесс увеличения разнообразия биологического познания и знания охватывает не только появление новых подходов, методов, нового типа знания. Многоуровневым и разнообразным стали также существующие области биологического исследования, в том числе эволюционные исследования и соответствующие знания. В силу такого положения метатеоретическая проблема эволюции в современной ситуации не только озвучивает вопрос о взаимоотношении принципа эволюции и эволюционной теории с другими принципами и теоретическими построениями, но имеет также "внутренний" аспект в виде вопроса о своих собственных логико-методологических основаниях, теоретико-концептуальных схемах и т.п., содержанием которого служит установление минимума логических элементов и теоретических схем для цельного описания и объяснения многоуровневых процессов эволюции, словом - создание единой теории биологической эволюции /29, 30, 31, 32/.

Многоуровневость и многообразие представляют собой отличительную черту не только объекта биологического исследования, но и самого биологического познания. Не следует ли специфику биологического познания искать именно в этом разнообразии, многоэлементности и многотипности научной истины о живом, нередко приобретающих характер противоречивости и имеющих основу в реальном бытии самой жизни, а также в том, что относительно жизни человеку необходимо знать не только то, что возможно и невозможно технически сделать в области живого, но и то, что из себя представляет жизнь реально? Это означает, что соотношение познавательной и конструктивной функции науки в биологическом познании принципиально отличается от их соотношения в т.н. точных и технических науках. В данных условиях в центр методологической проблематики общего порядка для биологического познания ставятся вопросы интеграции разнородных и многоуровневых исследований

живого. Комплексный характер современного биологического знания, необходимость применения системного подхода в его работе и организации – общепризнанны. Однако, методология комплексного и системного исследований остается пока проблемой, постановкой вопроса. Существующий опыт развития науки делает весьма сомнительным возможность разработки какого-либо особого комплексного или системного метода или синтетического знания. В реальном развитии науки основную роль методологических и теоретико-концептуальных интеграторов играют фундаментальные специальные теории, на базе которых становится возможным построение модельных ситуаций, разработка типов задач и их решений и т.д., сочетающих разные методы, подходы, теоретические конструкты, схемы и т.п., перевод их с одного научного языка в другой. То, что в современной биологии такую роль призваны сыграть эволюционное учение и его методологическое и теоретико-концептуальное ядро – теория Ч. Дарвина, не вызывает сомнения.

1. Сытник К.М., Дышлевый П.С. Диалектика революции в естествознании. – В сб.: Материалы III всесоюзного совещания по философским вопросам современного естествознания. Вып. II, М., 1981, с. 187-224.
2. Кендрю Дж. Нить жизни. М., 1968, 121 с.
3. Энгельгардт В.А. Часть и целое в биологических системах. – "Природа", 1971, № 1, с. 24-36.
4. Бернал Дж.Д. Молекулярная структура, биохимическая функция и эволюция. – В кн.: Теоретическая и математическая биология. М., 1968, с. 110-153.
5. Астауров Б.Л. Теоретическая биология и ее основные задачи. – "Вопросы философии", 1972, № 2, с. 61-74.
6. Депенчук Н.П. Характер включенности биологии в естественнонаучную картину мира. – В кн.: Диалектический материализм и естественнонаучная картина мира. Киев, 1976, с. 341-356.
7. Фролов И.Т. Методологические принципы теоретической биологии. М., 1973.
8. Лойт Т.В. Проблема перестройки концептуального базиса

- современного биологического знания и выявления теоретико-методологической сущности эволюционной идеи. - В сб.: Ученые записки Тартуского государственного университета. Выпуск 404. Труды по философии XIX. Тарту, 1977, с. 3-25.
9. Уотермен Т. Проблема. - В кн.: Теоретическая и математическая биология. М., 1968, с. II-33.
 10. Engelberg J. On the destiny of biology. - "Bioscience", 1967, No. 4.
 11. Токин Б.Л. Теоретическая биология и творчество Э.С. Бауэра. Изд. Ленинградского университета, 1965.
 12. Хайлов К. Эволюционная теория (в биологии). - В кн.: Философская энциклопедия. М., 1970, т. 5, с. 531-532.
 13. Смирнов И.Н. Материалистическая диалектика и современная теория эволюции. М., 1978, 288 с.
 14. Manser A.R. The concept of evolution. - "Philosophy", 1965, XL, pp. 18-34.
 15. Barker A.D. An approach to the theory of natural selection. - "Philosophy", 1969, XLIV, pp. 271-290.
 16. Bunge M. The weight of simplicity in the construction and assaying of scientific theories. - "Philosophy of Science", 1961, vol. 28.
 17. Bunge M. Scientific Research II. The Search for Truth. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 1967.
 18. Каганова З.В. Проблемы философских оснований биологии. Изд. Московского университета, 1979, 207 с.
 19. Dobzhansky T. The causes of evolution. - In: A Book that Shock the World. Anniversary Essays on Charles Darwin's Origin of Species. University of Pittsburgh Press, 1958, pp. 13-27.
 20. Dobzhansky Th. Biology molecular and organismic. - "Graduate Journal", 1965, vol. 7, No. 1, pp. 11-25.
 21. Anshen R.N. World perspectives - what this series means. - In: A. Portmann. New Path in Biology. New York, Evans-ton, London, 1964.
 22. Melsen A.G. Evolution and Philosophy. Pittsburgh, 1965.
 23. Fothergill P.G. Evolution and Christians. London, 1961.

24. Sinnot E.W. Matter, Mind and Man. New York, 1957.
25. Portmann A. New Path in Biology. New York, London, 1964.
26. Douglas D. A defence of vitalism. - "J. of Theoretical Biology", 1968, vol. 20, No. 3, pp. 338-340.
27. Любичев А.А. Философские проблемы эволюционного учения. - В сб.: "Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму)". Ч. I., М., 1971, с. 43-47.
28. Домбровский. О закономерностях в развитии биологической мысли. Алма-Ата, 1965.
29. Ильин А.Я., Смирнов И.Н. Проблемы развития и теория эволюции. - В сб.: Философские проблемы эволюции. М., 1973, с. 128-138.
30. Карпинская Р.С., Лисеев И.К. Методологическая роль эволюционной теории в современной биологии. - В сб.: Философия в современном мире. Философия и теория эволюции. М., 1974, с. 254-292.
31. Лойт Т.В. Многоуровневость эволюционных процессов и проблема единой теории эволюции. - В сб.: Микро- и макроэволюция, Тарту, 1980, с. 22-26.
32. Каллак Х.И. О структуре органической эволюции. - В сб.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 17-22.
33. Акимов Р.А., Илларионов С.В. Научные революции и философская мысль. - "Философские науки", 1979, № I, с. 131-134.

PROBLEM OF EVOLUTION AS A METATHEORETICAL
QUESTION CONCERNING THE BASIC PRINCIPLES
OF CONTEMPORARY BIOLOGY AND CH. DARWIN'S THEORY

T. Loit

The "most recent" revolution in biology caused by molecular-biological investigations has given rise to a number of methodological problems of which one of the most important is the one concerning the organization of theoretical biology. In principle it constitutes a conflict of two different scientific paradigms. One of the principal problems

emerging on that basis is that of the place and role of evolutionism in general, the role of Ch. Darwin's evolutionary theory, in particular, in contemporary biology and its further development. There has formed a rather problematic situation: on the one hand, it has been generally admitted that evolution is one of the main characteristics of living nature. The theoretical and methodological role of evolutionism as such is not denied in the way of thought of contemporary biology. On the other hand, the theoretical and methodological role of evolutionism and Ch. Darwin's evolutionary theory (the only scientific doctrine of evolutionism up to the present time) has been directly or indirectly underestimated by the so-called contemporary "theoretical movement" in biology. However, all the attempts to provide biology with a wider and more comprehensive theoretical-methodological basis have actually not given results. The interpretations of the "new" biological revolution are also questionable. Molecular-biological investigations have given rise to a real revolution in biology - it has been accepted as an absolute truth. At the same time the interpretations of the essence of the revolution very often differ radically from one another. It may be explained by the fact that there does not exist a unified conception of scientific revolutions in contemporary methodology, history and science of science. But, one has at one's disposal a certain standard general conception of the characteristic parameters of a scientific revolution, which is also applied to interpret the "newest" revolution in biology, disregarding the actual peculiarities of that revolution. That, however, makes a contribution to the tendency directed to the diminution of the role of evolutionism and Ch. Darwin's theory of natural selection.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ НЕКОТОРЫХ БЛИЗКИХ ВИДОВ РОДА FORMICA (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

В. Маавара

Род *Formica* часто называют интенсивно эволюционирующей группой муравьев. Главным аргументом в пользу такого предположения считают наличие близких, трудно различимых видов в группе, а также обилие описанных внутривидовых таксонов, выражающих большую адаптивную пластичность этих муравьев.

Древнейший муравей возрастом свыше 100 млн. лет известен из мезозоя /23/. Начальные этапы эволюции семейства мало документированы находками, но богатые остатки древней палеарктической фауны хвойных лесов найдены в балтийском янтаре с нижнего олигоцена, в том числе 9 видов *Formica* /2, 19/. Широко распространенные в настоящее время представители этого рода образовались, по-видимому, в течение миоцена и "к плиоцену сформировалась фауна *Formica*, почти не отличающаяся от современной" /3/. Морфологический тип строения муравья *Formica* относительно мало изменился в течение длительной эволюции. Некоторые современные виды и группы очень похожи на янтарные, а некоторые (*F. gagates*, *F. ugalensis*) являются остатками этой древней фауны. То же самое можно отметить и у некоторых других родов. Несмотря на это, у муравьев наблюдаются также быстрые микроэволюционные изменения. Например, у огненного муравья (*Solenopsis saevissima*) в связи с проникновением на новые территории в

Северной Америке за 25 лет возникла новая форма /20/. У муравьев, как и у других насекомых, периоды медленного эволюционного развития, по-видимому, перемежаются с периодами быстрых изменений.

Наличие множества близких форм у рода *Formica* служило причиной использования еще до конца пятидесятых годов сложной квадринарной номенклатуры. Различение видов было нередко крайне субъективным. После критической разработки /3, 9, 24 и др./ таксономия *Formica* стала намного яснее и проще, хотя некоторые группы видов так и остались трудно различимыми. Особенно усложняют их различие разные типы географической изменчивости /3/, а также кастовый полиморфизм и изменчивость рабочих в семьях.

Многостороннее изучение таких групп представляет теоретический и практический интерес. В последнее время много внимания уделяется выявлению экологических особенностей видов, а морфологическое изучение отодвинуто, к сожалению, на задний план. Ввиду сложной изменчивости и пластичности форм, группы близких видов муравьев заслуживают внимания также с точки зрения ряда проблем современного дарвинизма. Исследование изменчивости и дивергенции морфологических структур поможет выяснить закономерности, могущие, кроме уточнения объема таксонов, содействовать также пониманию процессов эволюции /5/.

В настоящей работе с целью охарактеризовать морфологическую дивергенцию видов, изучаются изменчивость, корреляция и аллометрия промеров частей тела рабочих муравьев. Главным объектом исследования служат группа видов-двойников *F. rufa*, *F. polystena* и *F. aquilonia*, а также близкий к ним вид *F. pratensis*. В качестве сравнения используется более далекий вид в подроде *F. truncorum*. Нередко результаты морфологического анализа требуют экологической интерпретации, в связи с чем в течение нескольких лет эти виды (в особенности *F. aquilonia*) изучались также в данном отношении.

Материал и методика

Серии муравьев собраны в 1963...1966 гг. в лесах Эсто-

Таблица I

Характеристика гнезд муравьев *Formica s. str.*,
в которых брались серии рабочих для исследования

Индекс серии	Вид	Дата	Лесничество, обход, тип леса	Размеры гнезда, см	Биологические данные
A21	<i>F.aquilonia</i>	7/X 63	Л. Алатскиви, о. Мый- ке, ельник-черничник	190, 190, 110	Одно гнездо из большого комплекса колоний
R93	<i>F.aquilonia</i>	17/X 63	Л. Меекси, о. Меекси, ельник-черничник	195, 200, 95	Колония из 8 гнезд
Ro14	<i>F.rufa</i>	5/VI 64	Л. Сару, о. Варсту, ельник-кисличник	40, 40, 22	Колония из 4 гнезд на краю леса
Ko24	<i>F.rufa</i>	6/VI 64	Л. Коорасте, о. Раус- капалу, вырубка 1963 г., сосняк-брусничник	150, 150, 70	Одиночное гнездо в 5 м от края леса, на вырубке
R19	<i>F.polystena</i>	26/IX 63	Л. Соз, о. Метсалаа- не, сосняк-брусничник	150, 140, 50	Колония из 6 гнезд
Va25	<i>F.polystena</i>	12/VI 64	Л. Варди, о. Руссалу, сосняк на альваре, вырубка 1958 года	120, 110, 53	В 8 м от края леса, колония (?)
V64	<i>F.polystena</i>	13/УП 64	Л. Тахева, о. Парму, сосняк-черничник	100, 85, 35	Колония из 5 гнезд на поляне
Ro17	<i>F.pratensis</i>	5/VI 64	Л. Сару, о. Варсту, сосняк-брусничник	100, 100, 10	Одиночное гнездо на поляне
Ts20	<i>F.pratensis</i>	31/УШ 66	Л. Сангасте, о. Кез- ни, сосняк-черничник	100, 90, 60	Очень старое гне- здо
J7	<i>F.truncorum</i>	26/УП 65	Л. Ийзаку, о. Роост- оя, сосняк-черничник	45, 45, 20 на пне	Колония из 3 гнезд

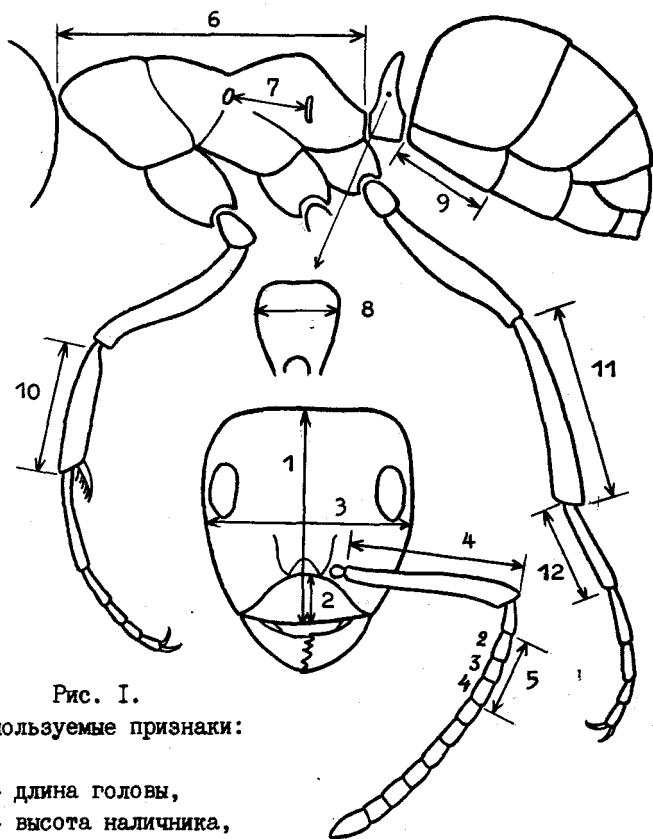


Рис. I.

Используемые признаки:

- I - длина головы,
- 2 - высота наличника,
- 3 - ширина головы,
- 4 - длина скапуса,
- 5 - длина 2-4 члеников жгутика,
- 6 - длина груди,
- 7 - расстояние между грудными дыхальцами,
- 8 - ширина чешуйки петиолюса,
- 9 - длина первого стернита брюшка,
- 10 - длина передней голени,
- 11 - длина задней голени,
- 12 - длина первого членика задней лапки.

нии, каждая серия из одного гнезда. Учитывались местонахождение гнезда, биотоп, колониальность и др. экологические и этологические особенности (табл. I).

В работе использованы 12 морфометрических признаков — линейных измерений всех основных частей тела муравья: головы, груди, петиолюса и брюшка, а также придатков — ног и усиков (рис. I). Все измерения сделаны под микроскопом МБС-I с точностью до 0,025 мм (признаки I, 3, 4, 6, 10, II, 12) или до 0,014 мм (признаки 2, 5, 7, 8, 9). В каждой серии измерено 50 случайно выбранных особей.

Для всех 12 промеров вычислены обычные статистические характеристики ($M \pm m$, s , V), полные корреляционные матрицы (66 коэффициентов для каждой серии) и необходимые для дисперсионного анализа данные (методику см. ниже). Математическая обработка материала проведена в Вычислительном центре Института кибернетики АН ЭССР под руководством С. Алев, ею же выполнены все остальные математические операции (вычисление КДК Шмидта и др.). Пользуясь случаем, автор искренне благодарит С. Алев за ценную помощь.

Изменчивость признаков

При достаточно большом числе муравьев в выборке (200 особей) распределение частот у всех признаков ясно одновершинное. Модальный класс обычно в 5...6 раз обильнее крайних классов. Серии из 50 особей передают характер распределения весьма удовлетворительно (рис. 2). Стандартная ошибка (m) среднего (M) у всех промеров ниже 2,2 процента значения M , стандартное отклонение (s) во всех сериях близкое, только у *Ro17* (*F. pratensis*) оно немного выше, чем у других.

Интересную картину обнаруживает сравнение коэффициента вариации признаков (V) (табл. 2). Самая высокая изменчивость коэффициента ($V = 8,3...15,5$) проявляется у ширины чешуйки (8), за ней следует высота наличника (2), варьируют также промеры ног (10 и II, особенно 12). Ширина чешуйки петиолюса — самый изменчивый признак в шести сериях, а высота наличника — в трех. Интересно, что высота наличника варьирует всегда несколько больше, чем длина головы, часть кото-

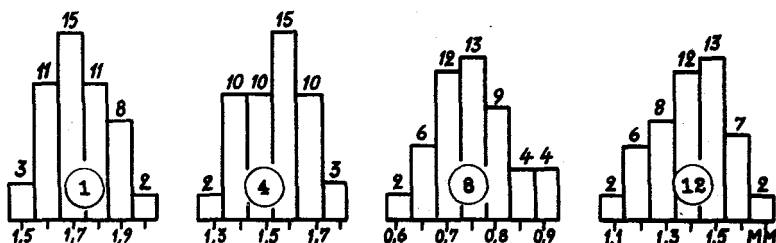


Рис. 2. Распределение частот четырех признаков *F. polystena* (R19).

I - длина головы, 4 - длина скапуса, 8 - ширина чешуйки петлюлюса, 12 - длина I-го членика задней лапки.

рой она является. Относительно мало варьируют расстояние между грудными дыхальцами (7), а также длина скапуса (4), длина груди (6) и длина головы (1). Два последних промера в нашем материале выражают общую длину тела, которую одним промером точно определить невозможно, потому что брюшко меняет свои размеры в зависимости от питания, заполнения пузырька ядом и т.д.). На брюшке мы измеряли только длину первого стернита, этот промер (9) является признаком средней изменчивости (табл. 2).

С длиной головы коррелирует длина скапуса (4), от последней зависит длина жгутика - важнейшего органа чувств у муравья. В данной группе признаков самым изменчивым во всех сериях является длина члеников жгутика (5).

По значениям M_V сравниваемые серии заметно различаются. Самыми далекими являются R93 - *F. aquilonia* ($M_V = 8,8$) и Ro17 - *F. pratensis* ($M_V = 14,5$). Эти серии экстремальные также по размерам муравьев: R93 включает самые мелкие, а Ro17 - самые крупные особи (рис. 3). Однако M_V (и вообще V) не коррелирует с размерами тела: из трех серий *F. polystena* самой варьирующей является мелкоразмерная V84, из двух серий *F. rufa* - мелкоразмерная Ro14, а из двух серий *F. pratensis* - крупноразмерная Ro17. Сходными являются

Таблица 2

Коэффициент вариации признаков (V)
у разных видов *Formica s.str.*

Вид, индекс серии	Средний V и limit всех 12-и признаков	Расположение признаков по увеличению V
F.aquil. A21	10,42 9,23...11,86	7 4 I 6 9 II IO 3 I2 8 5 2
R93	8,80 7,77...9,87	4 6 7 I 3 IO 5 II 9 I2 8 2
F.rufa Ko24	6,92 5,78...8,34	7 I 4 5 6 9 3 IO 2 I2 II 8
Ro14	11,33 9,23...12,14	7 6 I 9 4 5 3 8 IO 2 II I2
F.polyst. V84	13,67 11,99...15,28	7 4 6 I 9 5 IO II 3 2 I2 8
Va25	9,17 7,75...11,08	4 7 6 9 II 5 IO I2 3 I 2 8
R19	9,83 8,89...11,44	4 I 7 6 9 5 II IO 2 I2 3 8
F.prat. Ro17	14,50 12,73...15,56	4 7 I 5 6 9 IO II I2 8 3 2
Ts20	10,50 8,76...12,60	7 4 5 9 6 I2 IO I II 3 2 8
F.trunc. J7	10,12 8,89...12,65	7 4 I 2 6 9 IO 5 I2 3 II 8

(на уровне $t_{0,001}$) две серии *F. polystena* (Va25 и R19), но третья (V84) сильно отличается от них. По M_v сходны также серии Ts20 (*F. pratensis*) и J7 (*F. truncorum*), однако две серии *F. pratensis* различаются между собой ($t_{0,001} = 3,79 \leq 8,67$).

Изменчивость промеров тела рабочих муравьев складывается из трех компонентов: 1) индивидуальная изменчивость, 2) изменчивость семей, 3) видовые особенности аллометрии.

Индивидуальные различия размеров тела в семье *Formica*

большие - между крайними вариантами иногда наблюдается 1,6-кратная разница. Размеры муравья определяются питанием в личиночной стадии (в зависимости от качества и количества корма) /18/ и несколько изменяются по поколениям. За лето в гнездах рыжих лесных муравьев выращивается 3 поколения молодых, которые смешиваются со старыми муравьями прежних поколений. В гнезде могут жить особи 5...6 поколений. Как показали наши измерения коконов *F. aquilonia*, особи третьего (осеннего) поколения всегда меньших размеров, чем особи первого и второго поколений. Наиболее крупные рабочие (мажоргаты) развиваются весной в первом поколении. У *F. rufa* и *F. polystena* установлено /17/, что размеры рабочих зависят от количества самок в семье: в моногинных семьях рабочие более крупные, чем в полигинных. Обусловлено это тем, что в моногинной семье личинки рабочих получают больше дефицитного корма - секрета лабиальных желез рабочих-"нянек", которым в полигинной семье они кормят главным образом многочисленных самок /18/.

Изменчивость семей. Каждому виду характерны свои генетически обусловленные пределы изменчивости. В нашем материале наименьшими оказались рабочие у *F. aquilonia* (рис. 3), у которого, как правило, в крупных гнездах имелось не менее 500 самок. *F. polystena* тоже полигинный вид, но число самок в семьях, по-видимому, сильно различается, в силу чего разные также средние размеры рабочих в наших сериях (V84 по некоторым признакам даже меньше *F. aquilonia*). Вид *F. rufa* представлен моногинной семьей Ko24 и полигинной Ro14 (два года спустя в этом гнезде обнаружено 100...200 самок). По средним размерам рабочих данные семьи сильно различаются. *F. truncorum*, по литературным данным, моно- или олигогинный, *F. pratensis* моногинный вид /3/. Рабочие муравьи у них соответственно крупноразмерные (рис. 3). Число самок в гнезде, очевидно, основной фактор, определяющий межсемейные различия в изменчивости.

На характер изменчивости влияют также особенности аллометрии. У *Formica s.str.* выявлена слабая однофазовая аллометрия, характеризующаяся 1) умеренной вариацией промеров,

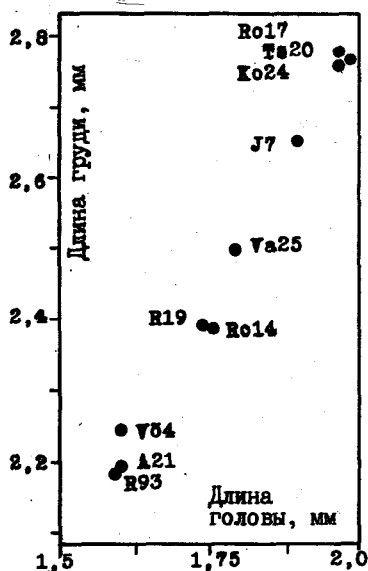


Рис. 3. Видовые и семейные различия средних размеров длины головы и груди.

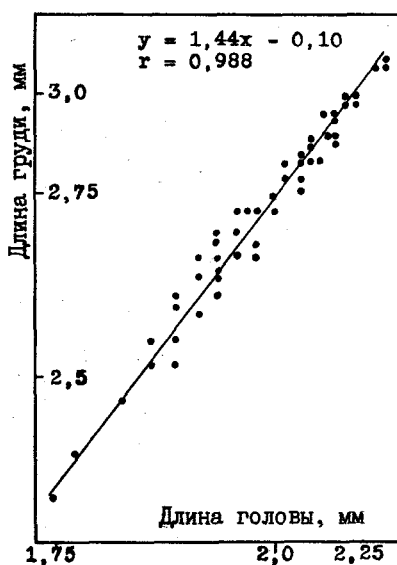


Рис. 4. Корреляция между длиной головы и длиной груди у *F. rufa* (Ko24).

2) одновершинными кривыми распределения частот и 3) прямой линейной регрессией (рис. 4; для изображения обычно используются двойной логарифмической шкалой). Влияние аллометрии касается всех признаков и структур /12/, в том числе окраски и хетотаксии. Маленькие особи, как правило, более темные, чем крупные /13/, однако корреляция с волосатостью сложная /11/.

Статистические показатели изменчивости (σ и V) не отражают аллометрическую тенденцию проявления полиморфизма, в связи с чем Э.О. Уилсон /21/ предлагает использовать в качестве сравнения индекс полиморфизма, учитывающий обе стороны - изменчивость и аллометрию. Мы применяем эту формулу несколько видоизмененно, заменив разность значений крайних вариантов стандартным отклонением σ , которое лучше

характеризует изменчивость. Согласно общепринятой символике в уравнении регрессии, символ k можно заменить символом b (b /или k / = тангенс угла наклона линии регрессии). M - среднее значение признака в выборке.

$$\text{Индекс полиморфизма } P = \frac{s \cdot 100}{M} \cdot |(b - 1)| = V \cdot |(b - 1)|,$$

или, иными словами, P является произведением коэффициента вариации (V) и коэффициента регрессии (b) в сокращенном виде. В таблице 3 приведены примеры P для четырех признаков разных частей тела муравья. Признаки выбраны по значениям b - в этих комбинациях они проявляют заметную положительную аллометрию. Из таблицы видно, что внутри вида P варьирует в тех же амплитудах, что и между видами. Тенденция к полиморфизму выражена несколько больше у $V84$ (мелкоразмерной серии *F. polystena*) и $Ro17$ (крупноразмерной *F. pratensis*), чего и можно было ожидать от крайних серий. По трем признакам серия $A93$ (*F. aquilonia*) обнаруживает самую слабую тенденцию к полиморфизму. Обобщая наши данные, можно заключить, что по полиморфизму изучаемые виды стоят на одинаковом уровне.

Предполагают /21/, что при возникновении полиморфизма по типу "маленькие и большие" центр аллометрии находится в голове (центром аллометрии называется "point of greatest allometry", т.е. признаки, в которых аллометрия проявляется наиболее сильно). Он может располагаться, конечно, и в других частях тела, например в груди (при аллометрической дивергенции рабочих от самок особое значение имеет среднегрудь). По нашим материалам, у *Formica s.str.* нет оснований выделять единые центры аллометрии, поскольку у каждой серии более или менее выраженная тенденция проявляется в разных признаках. Если сравнить матрицы коэффициента регрессии разных видов и семей, то выявляется весьма постоянное соотношение трех групп b : комбинации признаков с положительной регрессией ($b > 1,1$) составляют в матрицах 64...68%, с изометрией ($b = 9,9...1,1$) - 20...24% и с негативной регрессией ($b < 9,9$) - 12...17%. В аллометрическом отношении явно нейтральных признаков нет, но промеры скалуса и ног в некоторых ком-

Таблица 3

Оценка тенденции полиморфизма у некоторых признаков
рабочих муравьев *Formica s.str.*

Индекс, вид	Длина головы (I)			Расстояние между грудными дыхаль- цами (7)			Ширина чешуйки (8)			Длина I-го членика задней лапки (I2)		
	V ₁	b _{1,6}	P	V ₇	b _{7,6}	P	V ₈	b _{7,8}	P	V ₁₂	b _{12,11}	P
A21 <i>F.aquil.</i>	9,73	1,35	3,41	9,23	2,49	13,76	11,34	1,51	5,83	10,94	1,36	3,98
R93 "	8,44	1,26	2,17	8,35	2,25	10,45	9,56	1,46	4,43	9,34	1,34	3,20
Ko24 <i>F.rufa</i>	6,15	1,44	2,73	5,78	2,60	9,24	8,34	1,81	6,73	7,69	1,49	3,74
Ro14 "	10,28	1,35	3,58	9,28	2,57	14,59	11,95	1,65	7,76	12,14	1,42	5,11
V34 <i>F.polyst.</i>	13,19	1,36	4,79	11,99	2,58	18,93	15,28	1,71	10,82	15,26	1,34	5,17
Va25 "	9,66	1,31	3,02	7,78	2,43	11,12	11,08	1,74	8,16	9,42	1,31	2,92
R19 "	9,30	1,40	3,74	9,31	2,39	12,96	11,44	1,55	6,32	10,67	1,35	3,70
Ro17 <i>F.prat.</i>	13,70	1,41	5,57	13,01	2,68	21,88	15,46	1,50	7,67	14,81	1,54	7,95
Ts20 "	10,55	1,29	3,05	8,76	2,76	15,45	12,60	1,76	9,55	10,05	1,56	5,63
J7 <i>F.trunc.</i>	9,30	1,42	3,90	8,89	2,54	13,68	12,66	1,86	10,85	10,61	1,45	4,81

бинациях склонны к изометрии, что отмечено также другими авторами /10, 16/.

Скоррелированность признаков

При рассмотрении корреляционных матриц в первую очередь бросается в глаза чрезвычайно высокая скоррелированность всех промеров у всех видов. Самый низкий коэффициент корреляции (r) по всему материалу — 0,85. Корреляции ниже 0,90 имеются только в четырех матрицах (3,0...7,6%), в остальных шести значение всех r выше 0,90. Наилучшие корреляции ($r = 0,970...0,998$) отмечаются у всех видов между длиной и шириной головы, длиной головы и груди, длиной задней голени и задней лапки, а также длиной передней и задней голеней. Неожиданно то, что сильно коррелируют между собой также промеры частей тела, выполняющих совсем разные функции, как, например, длина члеников жгутика с длиной первого стернита брюшка, высота наличника с шириной чешуйки и т.д.

Судя по литературным данным, высокая скоррелированность промеров частей тела свойственна, очевидно, и другим родам и подсемействам муравьев. У иных групп животных корреляция более подвижная: например, у млекопитающих r промеров костей бывает нередко ниже 0,7 /4/. У ящерицы ушастой круглоголовки большинство корреляций между промерами выше 0,8 (65% даже выше 0,9), но встречаются также коэффициенты 0,6 и 0,7 /1/.

Определение степени дифференциации видов

А. Корреляционный анализ

Некоторые авторы /1, 7, 8 и др./ выражают мнение, что коэффициенты корреляции и корреляционные структуры могут рассматриваться в качестве таксономических признаков. Поскольку сравнение популяций на основе отдельных r часто недостаточно убедительно, стараются определить дивергенцию на основе корреляционных структур. В.М. Шмидт /8/ предлагает для этой цели пользоваться коэффициентом дивергенции корреляционных структур.

ляции

$$КДК = \frac{\sum |\Delta r|}{N} \quad \text{или} \quad \frac{\sum |\Delta r|}{2N},$$

где $|\Delta r|$ - абсолютное значение достоверного отклонения r (достоверность проверяется при помощи t -критерия Стьюдента), а N - общее число сопоставляемых корреляций. Данный показатель должен в принципе хорошо интегрировать все тенденции дивергенции корреляции в признаках. Существенная дивергенция может возникать в случае сильных отклонений небольшого числа корреляций, а также при слабых отклонениях множества связей.

На нашем материале, однако, метод дал совсем неожиданные результаты (табл. 4): 1) сумма достоверных отклонений r очень небольшая, даже когда участвуют почти все пары признаков; 2) на значениях КДК нисколько не отражаются видовой и семейный уровни (например, КДК для *F. pratensis* и *F. polystena* - 0,0004, для двух семей *F. aquilonia* - 0,0041); 3) значения КДК весьма малы и сравнивать их практически невозможно даже на уровне "ниже - выше". Если же это делать, то получается невероятная картина: как будто таксономически далекие виды *F. pratensis* и *F. polystena* не различаются (равно как и *F. rufa* и *F. aquilonia*), а близкие *F. polystena* и *F. aquilonia* отличаются друг от друга относительно сильно. Ясно, что показатель в данном случае не выражает истину. Однако критиковать метод все же не следует. Причина состоит в том, что все корреляции у всех серий находятся почти на одном уровне - они очень высокие и (поэтому) малоподвижные.

Таким образом, опыт применения метода КДК позволяет сделать вывод о большой консервативности корреляционных структур у *Formica s. str.* Корреляции, достигшие в ходе эволюции высшего предела, теряют подвижность. Может быть в консерватизме корреляционных структур заключается одна из причин, почему стандартный тип строения тела муравьев за 100 миллионов лет изменился относительно мало.

Таблица 4

Определение коэффициента дивергенции
корреляции (КДК) по Шмидту (1964)

Сопоставляемые серии		Число пар признаков (из 66) с достовер- ными отк- лонениями	$\Sigma \Delta r $	КДК
Индексы	Виды			
R93 - A21	aquil.-aquil.	6	0,268	0,0041
Ko24 - Ro14	rufa-rufa	5	0,136	0,0021
Ko24 - A21	rufa - aquil.	0	0	0
Ko24 - R93	" "	0	0	0
Ro14 - R93	" "	8	0,298	0,0045
Ro14 - V84	rufa - polycet.	27	0,900	0,0136
Ko24 - V84	" "	56	1,714	0,0260
Ko24 - Ro17	rufa - prat.	64	2,201	0,0333
Ro14 - Ro17	" "	44	1,491	0,0226
V84 - R93	polycet.-aquil.	59	1,756	0,0266
Ro17 - R93	prat. - aquil.	64	2,291	0,0347
Ro17 - V84	prat. - polycet.	3	0,025	0,0004

Б. Анализ ковариации

Далее для выяснения дивергенции видов нами применялся анализ ковариации по Р.У. Снедекору /6/. Положение регрессионного (= дисперсионного) поля в координатах (рис. 4) зависит а) от абсолютного значения промеров особей: чем больше размеры муравьев, тем дальше от начала координат располагается серия, б) от наклона линии регрессии в отношении оси абсцисс. Два коллектива могут отличаться друг от друга по одному или обоим этим параметрам. Метод Снедекора (математическая сторона анализа подробно описана в его книге /6, с. 368/) выявляет различие сопоставляемых серий с учетом разностей в дисперсии, возникающих по обоим причинам. Конечным продуктом анализа является отношение средних квадратов отклонений к общей регрессии, обозначаемое символом F .

Таблица 5

Результаты ковариационного анализа дивергенции видов

Индексы серий	Виды	$F'_{0,05}$		$F'_{0,01}$		$F'_{0,001}$		$F''_{0,05}$		$F''_{0,01}$		$F''_{0,001}$	
		n	D%	n	D%	n	D%	n	D%	n	D%	n	D%
R93-V84	aquil.-pol.	41	31	22	17	6	5	106	80	97	74	76	58
R93-Ko24	aquil.-rufa	55	42	40	30	18	14	103	78	94	71	84	64
R93-Ro17	aquil.-prat.	55	42	38	29	23	17	73	55	66	50	65	49
R93-J7	aquil.-trunc.	75	57	60	45	38	29	113	86	105	80	95	72
V84-Ko24	pol.-rufa	54	41	28	21	20	15	106	80	95	72	82	62
V84-Ro17	pol.-prat.	67	51	52	39	37	28	114	86	103	78	95	72
V84-J7	pol.-trunc.	65	49	54	41	47	36	118	89	112	85	108	82
Ko24-Ro17	rufa-prat.	64	49	49	37	29	22	118	89	113	86	112	85
Ko24-J7	rufa-trunc.	53	40	37	28	36	27	124	94	122	92	113	86
Ro17-J7	prat.-trunc.	96	73	83	63	71	54	116	88	113	86	108	82
ΣD		475		350		247		825		774		712	
Средний индекс дифференциации		$\frac{\Sigma D}{10}$		48		35		83		77		71	

Обозначения: n - число различающихся пар признаков в матрице (от 132), D - индекс дифференциации

Полученный результат сравнивается по методу Фишера с порогом различия F_{kr} .

Нами попарно проанализованы все серии особей по всем 12 признакам. Получено 10 полных матриц, в которых каждый признак участвует 22 раза. Результат для каждой пары признаков состоит из двух чисел: F' и F'' . Первое из них выражает дивергенцию в аллометрии (на графике она обозначена разницей в наклоне линий регрессии, рис. 5). F'' отражает дивергенцию по размерам. В анализе встречается три характерных случая, изображенных на рисунке 5. Аллометрические изменения всегда касаются пропорций тела. Размерная дивергенция тоже в той или иной мере изменяет пропорции, но с одним исключением: когда линии регрессии полностью совпадают, пропорции не изменяются.

Количественным показателем в данном анализе может служить процент достоверно отличающихся пар признаков от общего числа пар в матрице. Данный показатель называется, по Б. Куртэну, индексом дифференциации (D) и применяется в палеонтологических и териологических работах /4, 14, 15/. В таблице 5 приведены результаты нашего анализа: суммарные данные достоверно различающихся пар по F' и F'' на трех уровнях F_{kr} (95%, 99% и 99,9%) и соответствующие D .

Мы видим, что все серии сильно различаются в той части дисперсии, которая учитывает размеры тела (F''). Средний индекс дифференциации высокий: даже на 99,9-процентном уровне его значение равно 71. Аллометрическая дивергенция заметно ниже: в зависимости от уровня F_{kr} среднее значение F' составляет 25...48. В разных матрицах D по F' сильно колеблется, и тем больше, чем выше выбран уровень F_{kr} . Обычно одни и те же пары признаков дивергируют и по F' , и по F'' ; поэтому индекс D , вычисленный по $F' + F''$, почти не отличается от D по F'' .

Б. Куртэн /14, 15/ полагает, что на основе значений D можно судить о степени дивергенции видов и популяций. В нашем случае это задача нелегкая. Если сравнить данные таблицы 5 со средним значением D , то можно заметить, что хорошо отличается от других *F. truncorum*, который по всем другим

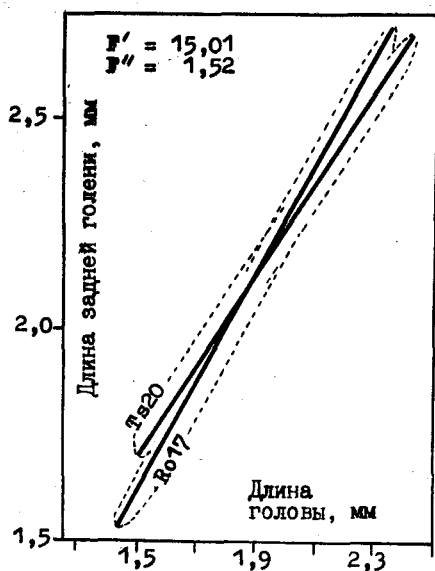
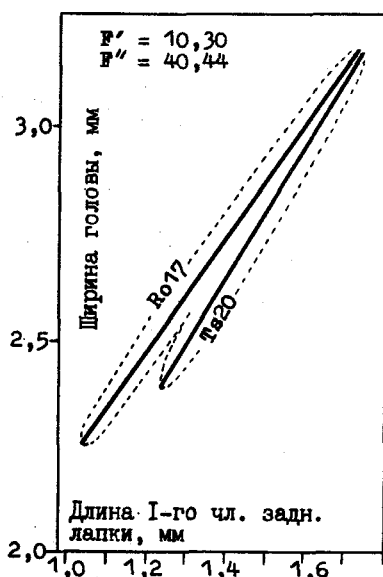
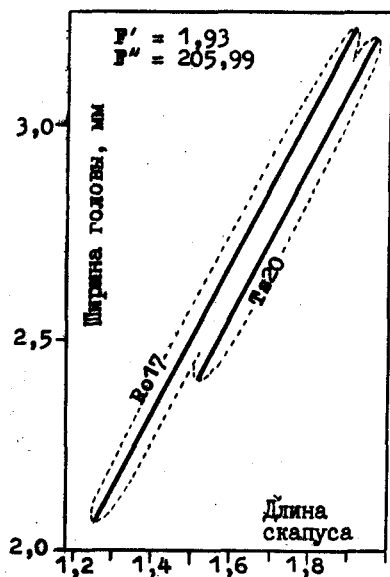


Рис. 5. Три характерных случая сравнения двух семей *F. pratensis* (Ro17 и Ts20) на основе регрессии.

А - линии регрессии параллельные. Дивергенция обнаруживается в размерах (F''), в аллометрии (F') она отсутствует. Б - линии сходятся в одном конце; имеется дивергенция в размерах и в аллометрии. В - линии пересекаются. В таком случае серии по аллометрии всегда различаются, по размерам они могут или различаться, или нет.

известным показателям является также наиболее далеким видом в изучаемой группе. Ближайшие (по F') виды — *F. aquilonia* и *F. polystena*. Сравнительно сильные различия обнаруживает *F. pratensis* в отношении *F. polystena* (D немного выше среднего), однако заметна его близость и к *F. aquilonia*. *F. rufa* находится почти на одинаковом "расстоянии" от *F. polystena* и *F. aquilonia*, но заметно дальше отстоит от *F. pratensis*. В картине F'' приведенные соотношения выражаются менее ярко. Бросается в глаза лишь относительная близость *F. aquilonia* и *F. pratensis*, хотя первого считают "маленьким", а второго "большим" муравьем. Дело в том, что амплитуды вариации промеров *F. aquilonia* полностью покрываются большими амплитудами изменчивости крупноразмерного Ro_{17} (см. выше) и разница в дисперсии остается небольшой.

Хотя размеры тела у каждого вида в определенных рамках генетически зафиксированы, следует иметь в виду, что на F'' оказывают сильное влияние конкретные условия, в которых семья находилась в момент взятия пробы: соотношение особей разных поколений, влияние факторов среды (возможна неравномерная элиминация разных размерных групп и т.д.). Особенности фенотипического состава серии особенно сильно отражаются на F'' . Поэтому большой интерес представляют особенности аллометрии вида, выраженные в F' . Индекс D , к сожалению, мало информативен, поскольку зависит от субъективного выбора уровня F_{kr} и не может учитывать глубину дивергенции в признаках. Поэтому нами применялся другой, очень простой, но наглядный показатель: сумма значений F' и F'' по матрицам. Результаты приведены в таблицах 6 и 7.

Большими цифрами трудно оперировать, поэтому их целесообразно делить на количество пар признаков в матрице (132). Получается показатель средней дивергенции в матрице.

Из таблиц 6 и 7 видно, что хорошо выделяется тройка видов, которых называют видами-двойниками (*F. aquilonia*, *F. polystena*, *F. rufa*). К ним через *F. aquilonia* приближается *F. pratensis*. По аллометрии он мало дифференцирован от *F. aquilonia* (табл. 7), а в отношении других видов-двойников стоит ближе к *F. rufa*, чем к *F. polystena*. Однако по

Таблица 6

Матрица дивергенции видов *Formica* (на основе результатов ковариационного анализа по Р.У. Снедекору)

		J7	Ro17	Ko24	V54
<i>F. aquilonia</i>	R93	I606I I22	9I64 69	62I0 47	487I 37
<i>F. polystena</i>	V54	I7030 I29	I3006 99	7952 60	
<i>F. rufa</i>	Ko24	288I9 2I8	25492 I93		
<i>F. pratensis</i>	Ro17	46538 353			

Верхняя цифра: суммарный результат анализа - $\Sigma(F' + F'')$;

нижняя цифра: средняя дивергенция на одну пару признаков в первичной матрице: $\frac{\Sigma(F' + F'')}{132}$.

Таблица 7

Матрица, отражающая дивергенцию видов *Formica* в результате аллометрических изменений в признаках

	J7	Ro17	Ko24	V54
F. aquil. R93	I410 II 8,78%	838 6 9,14	707 5 II,39	600 5 I2,32
F. polycet. V54	I220 9 7,16	I206 9 9,27	742 6 9,33	
F. rufa Ko24	I295 10 4,49	966 7 3,79		
F. prat. Ro17	332I 25 7,14			

Верхняя цифра: $\Sigma F'$; нижняя цифра: $\frac{\Sigma F'}{132}$; третья цифра: процент F' от общей дивергенции $\Sigma(F' + F'')$.

суммарному показателю F (табл. 6) он стоит ближе к F . *polystena*. В данном случае главную роль играют F'' и большая покрываемость дисперсии этих серий.

Самыми дифференцированными друг от друга видами в группе (как по суммарному показателю, так и по F') являются *F. pratensis* и *F. truncorum*. По аллометрии *F. truncorum* стоит ближе к *F. polystena* (табл. 7), однако ясно отличается по хетотаксии и другим признакам от него и других видов группы.

Следует отметить, что $\Sigma F'$ составляет лишь небольшой процент общей дивергенции $\Sigma(F' + F'')$ (табл. 7). На низком уровне дивергенции этот процент выше, чем на более высоком уровне. Он уменьшается пропорционально возрастанию дивергенции. Это означает, что F'' растет быстрее, чем F' . К сожалению, наши виды в смысле дифференциации уже "старые", и мы не располагали для сравнения молодым, малодифференцированным видом. Возможно, что на начальном этапе дивергенции участие $\Sigma F'$ еще выше. Если так, то можно предположить, что изменение аллометрической структуры представляет собой ведущий момент в возникновении дивергенции.

Процент $\Sigma F'$ у разных видов находится почти на одинаковом уровне, только у *F. rufa* он резко понижается с переходом от группы двойников к J7 и Ro17 (II,39; 9,33; 4,49; 3,79). Прирост F'' в данном случае очень большой и связан с несовпадением дисперсии этих серий с дисперсией *F. rufa*.

В образовании дивергенции участвуют все признаки — промеры, но в каждой матрице выделяется несколько ведущих. Например, в матрице R93-V84 главная дивергенция по F' возникает в комбинациях, в которых участвуют признаки 9 и 2: по F'' — признаки 6 и 4. В матрице R93-Ko24 по F' сильнее других дивергируют признаки II и I, по F'' — признаки I, 4, 9 и 8. Чем глубже проходит дивергенция, тем больше признаков участвует. В матрице Ro17-J7 дивергенцию по F' определяют, главным образом, признаки 2, 4, 5 и 8, а также I, 6, II и I2; по F'' — признаки 4, I2, 9, 2, 6, а слабых связей вообще нет. В нескольких матрицах относительно слабо в образовании дивергенции участвует признак 7 (расстояние между

грудными дыхальцами). Внутреннее строение задней части груди играет, видимо, второстепенную роль в возникновении новых аллометрических структур. При этом признак 7 мало варьирует (табл. 2).

Один из самых изменчивых признаков - ширина чешуйки (8). В образовании дивергенции он участвует нередко, особенно в комбинациях с Ro17 и J7, но ведущим он становится в матрице Ko24-Ro17. Это - единственный случай, когда на первом месте как по F', так и по F'' стоит один признак; обычно размерную и аллометрическую дивергенцию обуславливают разные признаки.

Следует также подчеркнуть, что при дивергенции признаки выступают не в случайных комбинациях. Они являются элементами определенных корреляционных структур. Если изменение происходит, например, в длине груди (ведущий признак), то обязательно реагируют промеры ног, а также длина брюшка, длина головы и др. Если ведущим признаком служит длина головы или длина наличника, то в изменении аллометрической структуры всегда участвуют усики и передние ноги. В качестве главного интегрирующего фактора в подобных группах признаков действует, по всей вероятности, потребность в функциональном равновесии. Строение ног должно соответствовать размерам тела с точки зрения передвижения, длина усиков должна гарантировать их нормальное использование при ориентации и фуражировке и т.д.

При сравнении семей одного и того же вида муравья иногда выявляются небольшие аллометрические изменения в отдельных признаках (рис. 5). Эти изменения не заметны, их можно выявить лишь чувствительным методом анализа. В микровольции они представляют собой потенциальные возможности для будущей дивергенции, если появится постоянный направляющий фактор. В обыкновенной ситуации стабилизирующий отбор, по-видимому, устраняет эти изменения. Стабилизирующим механизмом у *Formica* является, очевидно, чрезвычайно высокая скоррелированность признаков. Однако, если изменение охватывает уже целую группу функционально связанных признаков, то начинается дивергенция новой формы.

1. Вельдре С.Р. О корреляционной структуре внешних морфологических признаков ушастой круглоголовки *Phrynoscephalus mystaceus* (Pallas, 1776). - В сб.: Применение математических методов в биологии, в. 3. Л., 1964, с. 75-85.
2. Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica* из Балтийского янтара. - "Палеонтол. журн.", 1967, в. 2, с. 80-89.
3. Длусский Г.М. Муравьи рода *Formica*. М., 1967. 236 с.
4. Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 494 с.
5. Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, 1976. 256 с.
6. Снедекор Р.У. Статистические методы. М., 1963.
7. Терентьев П.В. Метод корреляционных плед. - "Вестн. ЛГУ", 1959, в. 9, с. 137-152.
8. Шмидт В.М. Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий. В сб.: Применение математических методов в биологии, в. 3. Л., 1964, с. 61-69.
9. Betrem J.G. Über die Systematik der *Formica rufa*-Gruppe. - "Tijdschr. voor Entomol.", 1960, Bd. 103, H. 1-2, S. 51-81.
10. Boven J.K.A. van, Allometrische en biometrische beschouwingen over het polymorfisme bijenkele mierensoorten (Hym. Formicidae). - Verh. Koninkl. Vlaamse Acad., Klasse Wetenschappen, 1958, t. 56, S. 1-134.
11. Douwes P. Intraspecific and interspecific variation in workers of the *Formica rufa* group (Hymenoptera: Formicidae) in Sweden. - "Entomol. Scandinavica", 1981, Suppl. 15, pp. 213-223.
12. Evers A.M.J. Das Prinzip der Allometrie und Möglichkeiten seiner Anwendung in der Entomologie. - "Entomol. Blätter", 1965, Bd. 61, H. 1, S. 27-37.
13. Kloft W.J., Wilkinson R.C., Whitcomb W.H., Kloft E.S. *Formica integra* (Hymenoptera: Formicidae). 1. Habitat, nest construction, polygyny, and biometry. - "The Florida Entomol.", 1973, vol. 56, No. 2, pp. 67-76.
14. Kurtén B.A. A differentiation index and a new measure of evolutionary rates. - "Evolution", 1958, vol. 12, No. 2, pp. 146-157.

15. Kurtén B., Rausch R. Biometric comparisons between North American and European mammals. - "Acta Arctica", 1959, fasc. 11, pp. 1-44,
16. Kuyten P.J. Allometrie und Variabilität bei *Lucanus mearesi* Hope (Coleopt., Lamellicornia). - "Zeitschr.Morph. Ökol. Tiere", 1964, Bd. 54, H. 2, S. 141-201.
17. Otto D. Statistische Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Königinnenzahl und Arbeitergrösse bei den Roten Waldameisen ("engere *Formica rufa* L.-Gruppe"). - "Biol. Zentralbl.", 1960, Bd. 79, H. 6, S. 719-739.
18. Schmidt G.H. (Hrsg.). Sozialpolymorphismus bei Insekten. Probleme der Kastenbildung im Tierreich. Stuttgart, 1974. 974 S.
19. Wheeler W.M. The ants of the Baltic amber. - "Schr. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg", 1914, Bd. 55, S. 1-142.
20. Wilson E.O. Variation and adaptation in the imported fire ant. - "Evolution", 1951, vol. 5, pp. 68-79.
21. Wilson E.O. The origin and evolution of polymorphism in ants. - "Quart. Rev. Biol.", 1953, vol. 28, No. 2, pp. 136-156.
22. Wilson E.O. The Insect Societies. Cambridge, Mass., 1971. 548 p.
23. Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L. The first Mesozoic ants. - "Science", 1967, vol. 157, No. 3792, pp. 1038-1040.
24. Yarrow I.H.H. The British ants allied to *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae). - "Transact. Soc. British Entomol.", 1955, vol. 12, No. 1, pp. 1-48.

VARIABILITY AND DIFFERENTIATION IN SOME CLOSELY RELATED FORMICA SPECIES (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

V. Maavara

An attempt was made to find out the causes of morphological divergence in some species of the subgenus *Formica* s.str., namely in the three sibling species *F.rufa*, *F.aquil-*

lonia and *F. polycтена*, and also in *F. pratensis* and *F. truncorum*. Ten nest series, each containing 50 specimens, were analysed (see Table 1). 12 measurements were performed at each specimen (Fig. 1). The series differ from each other in the individual variability and in the average variation coefficient (M_v) of the 12 characters (see Table 2). Most variable are characters 8, 2, 11, 12, while 7, 4, 6 and 1 vary less. The frequency curves are unimodal (Fig. 2). Variation in colonies depends on the degree of polygyny. The largest individuals were recorded in the monogynous *F. pratensis* and *F. rufa* and in the oligogynous *F. truncorum*, the smallest - in the polygynous *F. aquilonia* and *F. polycтена* (Fig. 3). The degree of individual variability in workers mainly depends on proportions between generations of different average body-sizes in a nest. As to the degree of polymorphism (index P in Table 3) it is almost equal in the species considered, a little higher tendency to polymorphism is observed in the extreme series (small in size V84 and large Ro17). 64-68 % of the character combinations in the b-matrices of the series are of positive regression ($b > 1.1$), there occurs feeble monophasic allometry. All the characters (including those very distant in their functions) are extraordinarily strongly correlated ($r = 0.85...0.998$). From the calculations of the divergence coefficient of correlation (Table 4) it follows that correlation systems do not serve as a source of divergence. Their conservatism may be one of the reasons why the type of the Formica body-structure has not changed in the course of evolution. The covariation analysis carried out by the method introduced by R.U. Snedecor explained very important details in the divergence of morphological characters. Difference is made between 2 types of divergences: the allometric (F') and that affecting the body size (F''). The matrix (Table 6) reflects the degree of divergence in the species studied on the basis of 12 characters (the upper quantity denotes $\Sigma(F' + F'')$, the lower - average divergence per two-character combination). The three

sibling species demonstrate the lowest degree of differentiation, the next is *F. pratensis*, while *F. truncorum* is considerably different from the others. The data in Table 7 represent allometric divergence: the upper quantity denotes $\Sigma F'$, the lower - average F' -divergence per two-character combination, the third quantity is the percentage of F' of the sum of divergences, $\Sigma(F' + F'')$. Divergence in body proportions is relatively small, but, nevertheless, important. As to F'' very important role is performed by the individual variability reflecting actually existing (also occasional) factors. This percentage is almost equal in different species and decreases with the increase of divergence as F'' in comparison with F' increases much quicker in divergence. F' is obviously more important at the first stage.

All the characters analysed are affected by divergence, but in each matrix there are some more involved (usually they are different in different matrices). The more considerable the divergence is the greater is the number of characters strongly diverged. They do not form random combinations, due to high correlation all the characters of a respective allometric and correlation structure are involved (divergence in the length of the thorax is accompanied with divergence in the length of the head, legs and abdomen, etc.) in this way, probably, maintaining the functional balance. A high correlation between the characters, evidently, serves as a stabilizing mechanism.

О ВЛИЯНИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА НА ФЕНОТИП ЯИЦ ПТИЦ

Р. Мянц

Количество работ, посвященных влиянию естественного отбора на морфологические признаки популяции птиц, невелико, хотя первые такие попытки были предприняты уже в конце XIX века (13). Наиболее часто исследовалось влияние данного фактора на размеры и структуру яиц.

Яйца представляют собой весьма подходящий объект для эволюционных популяционно-морфологических исследований: 1) популяционно-морфологический метод требует массового статистического материала, а измерение яиц колонially гнездящихся птиц методически просто и не оказывает на последних вредного действия; 2) размеры яиц остаются константными в течение всего периода инкубации, и сами они измеримы с большой точностью; 3) наследуемость размеров и пропорций яиц очень высока, вследствие чего они должны легко подчиняться отбору; 4) в течение сравнительно короткого периода на яйца действует интенсивная естественная элиминация, т.е. давление отбора сильное. Несмотря на указанные обстоятельства, изучение естественного отбора в популяциях птиц оказывается довольно трудной задачей, прежде всего из-за сложного комплекса экологических факторов, вызывающих и поддерживающих изменчивость структурных признаков яиц. Многими исследователями описана связь размеров яиц с возрастом птиц, условиями питания, сезоном гнездования, временем откладки, величиной кладки, мес-

тем расположения гнезда в колонии и т.д.

У некоторых видов установлено, что основная часть наблюдаемой в популяции изменчивости размеров яиц обусловлена генетическими различиями самок /35, 28/. Тем не менее, при анализе естественного отбора следует элиминировать влияние ненаследственной изменчивости.

Естественный отбор действует на яйца как в эмбриональной (дифференциальная выводимость яиц), так и в ранней постэмбриональной (дифференциальная выживаемость молодняка) стадии онтогенеза. Пропорциональное значение разных факторов отбора в этих стадиях различно, вследствие чего можно предполагать также различие в интенсивности и направлении отбора. Ввиду сказанного, эмбриональную и постэмбриональную стадии развития целесообразно рассматривать отдельно.

Нами в 1973 и 1976 гг. проанализированы данные о влиянии естественного отбора на размеры яиц сизой чайки *Larus capus* /3, 4/ и хохлатой чернети *Aythya fuligula* в эмбриональной стадии онтогенеза. В наблюдаемых колониях были измерены все яйца, и в течение всего периода насиживания зарегистрированы все погибшие по разным причинам яйца. Давление отбора на яйца разной величины характеризовали коэффициентом отбора $S=n/N$ (N - все яйца, n - погибшие яйца). У сизой чайки (как в 1973, так и в 1976 году) была установлена повышенная элиминация мелких яиц по сравнению с более крупными, однако у хохлатой чернети интенсивность элиминации не зависела существенно от величины яиц. По-видимому, полученные данные свидетельствуют о сдвиге модального фенотипа яйца сизой чайки в сторону возрастания величины в результате естественной элиминации, т.е. представляется, что в данном случае можно говорить о движущем отборе. Однако из дальнейшего анализа следует, что в действительности о воздействии движущего отбора на размеры яиц на нашем материале говорить не приходится. Элиминация яиц впервые гнездившихся особей сизой чайки существенно выше элиминации яиц старых особей /3/. В то же время известно, что как и у многих видов птиц, у сизой чайки размеры яиц увеличиваются с возрастом самки /14, 33, 6 и др./, что показано также на нашем матери-

але /3/. Следовательно, описанная повышенная элиминация маленьких яиц обусловлена, наверно, более интенсивным уничтожением яиц молодых особей. Наши результаты подтверждают это предположение. В выборках повторно гнездившихся особей повышенная элиминация мелких яиц не обнаруживалась. Уменьшение элиминации яиц в зависимости от повышения опыта гнездования особей указывает на факт, что в рассмотренных колониях естественная элиминация определяется в первую очередь, не размерами яиц, а плодовитостью репродуктивного возраста особей, т.е. естественный отбор действует на иной признак.

В литературе доказанных примеров избирательной элиминации яиц в эмбриональной стадии онтогенеза автору установить не удалось. Правда, Муртон и др. (21) - о вяхире *Columba palumbus* и О Коннор (27) - о черном стриже *Apus apus* выявили, что успешность вылупления у более крупных яиц этих видов несколько выше по сравнению с мелкими яйцами, но разница статистически не достоверна. К тому же возрастной состав популяции указанными авторами не учитывался. Пикулой /30/ на большом материале показано, что размеры неоплодотворенных яиц певчего дрозда *Turdus philomelos* не отличаются от размеров оплодотворенных яиц.

В 1979 году автором настоящей статьи была рассмотрена связь толщины скорлупы яиц обыкновенной чайки *Larus ridibundus* с гибелью зародышей в яйцах. Скорлупа т.н. "задохликов" оказалась в среднем толще, чем нормальных яиц /5/. Можно было бы сделать заключение, что естественный отбор направлен против толстоскорлуповых яиц. Физиологически такое положение можно объяснить формулами Ар и др. /10/. Однако, дальнейший анализ материала показал, что подобного вывода сделать все-таки нельзя. В ходе инкубации скорлупа яйца утончается примерно на 8%. Нами установлено, что средняя толщина скорлупы нормальных яиц соответствует средней стадии, а средняя толщина скорлупы "задохликов" - ранней стадии насиженности. Уже Риддл /32/ показал, что первый пик эмбриональной смертности приходится на раннюю стадию насиженности. Следовательно, большая средняя толщина скорлупы "задохликов" обусловлена тем, что зародыши в них гибнут обычно в ранней стадии разви-

тия.

Гораздо больше в литературе данных о влиянии естественного отбора на размеры яиц путем избирательной элиминации птенцов в ранней постэмбриональной стадии онтогенеза. Большинство исследователей показано, что птенцы, вылупляющиеся из крупных яиц, растут быстрее и имеют более высокую выживаемость, чем птенцы, вылупляющиеся из маленьких яиц /29, 34, 19, 31 и др./. В птицеводстве данная закономерность известна уже в течение 60 лет (Halbersleben, Mussehl, 1922, цит. по 24). Некоторые исследователи выражают мнение, что здесь мы имеем дело с заблуждением, поскольку крупные яйца снесены старшими и более опытными птицами, которые также более способны к уходу за своими птенцами /15/. Однако в последнее время Хоув /17/, Нисбет /23/ и автор настоящего обзора /22/ стали на основе данных экспериментов опровергать такие сомнения. Обменяв целые кладки в колонии речной крачки *Sterna hirundo* так, что пары, снесшие мелкие яйца, ухаживали за вылупившимися из крупных яиц птенцами и наоборот, автору удалось показать, что и в таком случае рост черепа птенцов, вылупившихся из крупных яиц, происходил существенно быстрее, чем у птенцов из мелких яиц. Изучив выживаемость птенцов речной крачки, к аналогичному выводу пришел и Нисбет /23/. Хоув /17/ своими оригинальными экспериментали показал, что у вороньего дрозда *Quiscalus quiscula* различия в размерах яиц имеют довольно длительный эффект на рост и выживаемость их птенцов.

Считая доказанным, что величина яйца оказывает сильное влияние на жизнеспособность птенцов и что значительная часть внутрипопуляционной вариации размеров яиц обусловлена наследственными различиями между индивидами, мы вправе предположить, что в ранней постэмбриональной стадии онтогенеза действует движущий отбор в сторону увеличения размеров птенцов, а соответственно и яиц.

Итак, представляется весьма простая схема: эмбриональная стадия - неизбирательная в отношении размеров яиц элиминация; постэмбриональная стадия - движущий отбор. Однако в этой связи возникает ряд серьезных проблем.

Во-первых, в птицеводстве известно, что наиболее высокую выводимость дают яйца средней величины /18, 2, 26 и др./, а у диких видов птиц стабилизирующего отбора на размеры яиц пока не обнаружено. Неясно, чем объясняется такое различие между домашними и дикими птицами. Во-вторых, вследствие большой наследуемости размеров яиц ($h^2 \approx 0,5 + 0,7$) их средняя величина в наблюдаемых популяциях должна бы быстро расти под влиянием движущего отбора, чего, однако, не наблюдается. Наоборот, очень малая вариабельность размеров яиц указывает на наследственно строго фиксированные средние размеры яиц, что предполагает воздействие стабилизирующего отбора. Следовательно, должен существовать еще какой-то противоположно направленный компонент отбора. Некоторые ответы на данный вопрос представлены Лундбергом и Вайзененом /19/, как более убедительны из которых следующие: 1) у многих видов находятся размеры яиц в положительной корреляции с размерами тела птиц /21, 28, 20 и др./ и, наверное, подлежат контролю как независимых, так и плейотропных генов /16/. У птиц строгая фиксированность веса тела имеет жизненно важное значение. Факторы, лимитирующие вес тела, лимитируют и вес яиц. Из птицеводства известно, что именно в виду указанных коррелятивных связей весьма трудно при помощи селекции одновременно увеличить размеры яиц и уменьшить вес тела кур /11/. 2) Для формирования крупных яиц требуется больше энергии, вследствие чего затруднены остальные проявления жизнедеятельности (насиживание, ухаживание за птенцами и др.).

Не исключено, что по направлениям и интенсивности компоненты отбора действуют как в более ранних по сравнению с эмбриональным развитием, так и в более поздних стадиях развития (в стадиях, например, зиготы или взрослой особи). Согласно современным представлениям, интенсивность и направление отбора могут колебаться даже в разные времена суток, не говоря уже о временах года и пр. /9/. По Левонтину /1/, направление и интенсивность отбора могут изменяться на разных стадиях гаметы или зиготы.

Кроме вышеупомянутых признаков, нами изучалось также действие отбора на длину, диаметр, форму и окраску скорлупы

яиц. Однозначной связи формы яйца с успешностью гнездования обнаружить не удалось, хотя известно, что форма яйца - признак высокой наследуемости /25/, связанный со многими другими показателями, например, с возрастом птиц /14, 12 и др./. Данный вопрос требует дальнейшего изучения.

Относительно окраски скорлупы удалось выяснить механизм отрицательного отбора неполно пигментированных яиц (НПЯ) полярной крачки *Sterna paradisaea*. Типичные яйца крачек имеют эффективную покровительственную окраску. Иногда же встречаются равномерно светло-синие яйца, у которых из всех пигментов скорлупы присутствует лишь ооциан. Обычно в качестве фактора отбора, образующего и поддерживающего покровительственную окраску в ходе эволюции, имеют в виду хищничество. Предположительно хищники обнаруживают прежде всего те яйца, которые заметно отличаются от окружающего фона. Однако исследования 1981 года показали, что в действительности процент разграбления НПЯ не отличается от такового нормальных яиц. Зато развитие зародышей в НПЯ прерывается гораздо чаще, чем в нормальных яйцах, а птенцы вылупляются из НПЯ позже и растут медленнее, чем птенцы из нормальных яиц (Мянд, в печати). Следовательно, повышенная элиминация отклонений от покровительственной окраски совершается как в эмбриональной, так и в ранней постэмбриональной стадии онтогенеза даже независимо от наличия хищничества.

Автором настоящей статьи изучено также значение общей или неизбирательной элиминации в популяциях птиц. Иногда в силу стихийных бедствий (например, утопания гнезд) гибнет значительная часть снесенных яиц. В отличие от разных форм естественной элиминации, имевших избирательное значение (хищничество, эмбриональная смертность и т.д.), такую массовую элиминацию можно считать неизбирательной. Однако видимая неизбирательная элиминация всегда может содержать в себе скрытый избирательный эффект (см., например, 8, 7). Многие виды птиц имеют склонность к несению повторных кладок (ПК) вместо погибших нормальных яиц. Следовательно, в условиях массовой элиминации преимущество получают те осо-

би, у которых способность к несению ПК более развита. В 1981 г. на основе экспериментальной элиминации яиц в колонии обыкновенной чайки нами было показано, что частота несения повторных кладок была наиболее высокой у пар, гнездившихся в центре колонии и несших более крупные яйца (Мянд, в печати). Однако без детального знания возрастного состава колонии не возможно судить о роли возрастных различий гнездящихся пар в возникновении таких различий. Данный вопрос требует уточнения, хотя и можно предположить, что массовая неизбирательная элиминация оказывает на популяцию некоторое селективное влияние.

Итак, изучение естественного отбора в популяциях птиц – задача весьма сложная. Во избежание неправильных выводов она требует учета влияния многих факторов, в том числе и возрастной структуры популяции. Изучение избирательной элиминации яиц – это исследование дифференциальной продуктивности особей, которую надо оценивать суммарно с учетом всего онтогенеза. Относительное значение разных факторов отбора, а вследствие этого также интенсивность и направление отбора сильно варьируют как по местам, так и по годам и в течение одного гнездового сезона. Отсюда – комплексные исследования естественного отбора в популяциях птиц необходимо проводить: 1) в течение достаточно продолжительного периода; 2) на довольно большой территории; 3) на массовом материале, чтобы располагать возможностью обнаруживать также слабые компоненты отбора; 4) с анализом отбора во всех стадиях онтогенеза; 5) с учетом влияния факторов на изучаемые признаки в целях их элиминации; 6) с учетом коррелятивных связей с другими признаками; 7) с широким применением полевого эксперимента.

1. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. Перевод с английского. М., 1978.
2. Моисеева И.Г., Толоконникова Е.В. Влияние качества куриных яиц и уровня продуктивности кур на выводимость цыплят. – В кн.: Физиология птиц. Таллин, 1967, с. 210–215.
3. Мянд Р. О влиянии естественной элиминации на размеры и

- форму яиц сизой чайки. - Изв. АН Эст. ССР. Том 29. Биология, 1980, с. II-19.
4. Манд Р.А. Влияние естественной элиминации на размеры и форму яиц сизой чайки. - В сб.: Экология и охрана птиц. Кишинев, 1981а, с. 160.
 5. Манд Р.А. О толщине скорлупы "тухлых яиц" обыкновенной чайки. - Тез. докл. X Прибалтийской орнит. конф. Том 2. Рига, 1981б, с. 142-144.
 6. Онно С., Бугаев, Горьянова Г. Изменчивость физических характеристик яиц сизой чайки. - Тез. докл. УП Всес. орнит. конф. Ч. I. Киев, 1977, с. 294-295.
 7. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
 8. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1946.
 9. Яблоков А. Изменчивость млекопитающих. М., 1966.
 10. Ar A., Paganelli C.V., Reeves R.B., Greene D.G., Rahn H. The avian egg: water vapor conductance, shell thickness, and functional pore area. - "Condor", 1974, v. 76, pp. 153-158.
 11. Arthur J.A., Beck N.J. Linear estimates of heritabilities and genetic correlations for body weight, egg weight and shell colour in chickens. - Proceedings and abstracts of XV World's Poultry Congress. New Orleans, 1974, p. 28.
 12. Brooke M. de L. Some factors affecting the laying date, incubation and breeding success of the Maux Shearwater, *Puffinus puffinus*. - "J. Anim. Ecol.", 1978, v. 47, pp. 477-495.
 13. Bumpus H.C. The variations and mutations of the introduced sparrow, *Passer domesticus*. - Biol. Lectures, Marine Biol. Lab. Wood's Hole, 1896, pp. 1-15.
 14. Coulson I.C. Egg size and shape in the kittiwake (*Rissa tridactyla*) and their use in estimating age composition of populations. - "Proc. Zool. Soc." London, 1963, v. 140, pp. 211-227.
 15. Davis J.W.F. Age, egg-size and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. - "Ibis", 1975, v. 117, pp.

460-473.

16. Festing M., Nordskog A. Response to selection for body weight and egg weight in chickens. - "Genetics", 1967, vol. 55, pp. 219-231.
17. Howl H.F. Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. - "Ecology", 1976, vol. 57, pp. 1195-1207.
18. Lerner I.M., Gunns C.A. Egg size and reproductive fitness. - "Poultry Sci.", 1952, vol. 31, pp. 537-544.
19. Lundberg C., Väisänen R.A. Selective correlation of egg size with chick mortality in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus*). - "Condor", 1979, vol. 81, pp. 146-156.
20. Mills J.A. Factors affecting the egg size of red-billed gulls *Larus novaehollandiae scopulinus*. - "Ibis", 1979, vol. 121, pp. 53-67.
21. Murton R.K., Westwood N.I., Isaacson A.I. Factors affecting egg-weight, body-weight and moult of the wood-pigeon *Columba palumbus*. - "Ibis", 1974, vol. 116, pp. 52-73.
22. Mänd, R. Munamõõtmete mõjust tiirupoegade kasvule. - Rmt.: Bioloogiline produktiivsus ja seda määravad tegurid. Tartu, 1980, lk. 113-116.
23. Nisbet I.C.T. Dependence of fledging success on egg-size, parental performance and egg-composition among Common and Roscate Terns, *Sterna hirundo* and *S. dougallii*. - "Ibis", 1978, vol. 120, pp. 207-215.
24. Nolan V. Jr., Thompson C.F. Egg volume as a predictor of hatchling weight in the Brown-headed Cowbird. - "Wilson Bull.", 1978, vol. 90, pp. 353-358.
25. Van Noordwijk A.I., van Balen I.H., Scharloo W. Heritability of ecologically important traits in the Great Tit. - "Ardea", 1980, vol. 68, pp. 193-203.
26. Nordskog A.W., Hassan G.M. Direct and maternal effects of egg-size genes on hatchability. - "Genetics", 1971, vol. 67, pp. 267-278.
27. O'Connor R.J. Egg weights and brood reduction in the European Swift (*Apus apus*). - "Condor", 1979, vol. 81,

- pp. 133-145.
28. Ojanen M., Orell M., Väisänen R.A. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit *Parus major* and the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - "Ornis Scandinavica", 1979, vol. 10, pp. 22-28.
 29. Parsons J. Relationship between egg size and post-hatching chick mortality in the Herring Gull (*Larus argentatus*). - "Nature", 1970, vol. 228, pp. 1221-1222.
 30. Pikula J. Die Variabilität der Eier der Population *Turdus philomelos*, Brehm 1831 in der ČSSR. - "Zool. Listy", 1971, vol. 20, S. 69-83.
 31. Pinkowski B.C. Effect of nesting history on egg size in eastern bluebirds. - "Condor", 1979, vol. 81, p. 210.
 32. Riddle O. Studies on the physiology of reproduction in birds. XXVII. The age distribution of mortality in bird embryos and its probable significance. - "Amer. Jour. Physiol.", 1930, vol. 94, pp. 535-547.
 33. Ryder J.P. Egg-laying, egg-size, and success in relation to immature-mature plumage of Ring-billed Gulls. - "Wilson Bull.", 1975, vol. 87, pp. 534-542.
 34. Schifferli L. The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling Great Tits *Parus major*. - "Ibis", 1973, vol. 115, pp. 549-558.
 35. Väisänen R.A., Hildén O., Soikkeli M., Vuolanto S. Egg dimension variation in five wader species: the role of heredity. - "Ornis Fenn.", 1972, vol. 49, pp. 25-44.

EFFECT OF NATURAL SELECTION ON THE PHENOTYPE OF BIRD EGGS

R. Mänd

The study of the effect of natural selection on bird eggs is a very complicated task, above all, due to the high variability of eggs caused by the great number of ecological factors that may lead one to incorrect conclusions. To avoid that one must know in detail the disturbing factors

and in particular the age structure of a population. The following species were studied: the Common Gull, Black-headed Gull, Common Tern, Arctic Tern and Tufted Duck. Selective effect with regard to the size of eggs was studied at two stages of ontogeny: the embryonal (differential hatching success of eggs) and the early post-embryonal stage (differential mortality of nestlings). It appeared that at the embryonal stage there dominated non-selective elimination, while at the early post-embryonal stage there occurred directed selection in favour of larger eggs. In connection with that there arises a very intricate problem. As the size of eggs is a highly heritable character, the average sizes of eggs should rapidly grow in the populations considered owing to directed selection. However, such a tendency was not observed. Consequently, there must exist an opposite selection component that cannot be discovered by the investigation methods used. The following explanations may be proposed: 1. As there exists a correlation between the size of eggs and the size of body or other biologically significant characters, the opposite selection component is probably realized through those other characters. 2. As the energy supplies are limited large eggs are not laid. 3. The opposite selection component is realized at some other stages of ontogeny that have not been studied by us.

Some selection mechanisms were studied in more detail. It appeared that elimination of the deviations in the protective coloration of the eggs of Arctic Terns took place as at the embryonal as well as at the early post-embryonal stage of ontogeny, independently even of the fact whether there occurred predation or not. The seemingly blind non-selective elimination of the eggs of the Black-headed Gull may through laying of complementary clutches exert certain selective effect on the population.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ТЕРМИНОЛОГИИ ДАРВИНИЗМА В СОВРЕМЕННОМ МАТЕМАТИЧЕСКОМ ЕСТЕСТВОЗНАНИИ

Л. Няпинен

В настоящее время в математическом естествознании бытуют теории, имеющие определенное отношение к дарвиновской теории эволюции. Их авторы претендуют на решение проблемы сущности и происхождения жизни, а в своих рассуждениях используют такие термины как "конкуренция", "выживание", "наиболее приспособленный", "естественный отбор" и т.п. В сущности все эти термины сводятся к трем основным понятиям: "наследственность", "изменчивость" и "отбор". Возникает вопрос: насколько оправданы такие претензии естествоиспытателей и имеет ли используемая ими терминология вообще какое-либо отношение к дарвинизму, на который мы и попытаемся ответить ниже.

Определенные высказывания относительно проблемы происхождения жизни принадлежат кибернетикам. Так один из известных зарубежных кибернетиков У.Р. Эшби в своей статье "Принципы самоорганизации" /I, с. 331-337/ посвящает специальные разделы обсуждению вопроса о происхождении жизни на Земле. Опираясь на теорию динамических систем, У.Р. Эшби утверждает, что любые поиски специфических условий возникновения жизни совершенно ошибочны. Он пытается доказать, что "... каждая динамическая система дает начало своей собственной форме разумной жизни и является в этом смысле самоорганизующейся" /I, с. 332/. Аргументация У.Р. Эшби зиждется на воз-

возможности моделирования определенного типа эволюционного процесса при помощи вычислительной машины. Однако при этом он не обращает внимания на то обстоятельство, что исходную ситуацию модельного "эволюционного процесса" создает сам человек, что вполне естественно для представителя конкретной науки. Поэтому, представляя себе процесс возникновения жизни на Земле посредством такой модели, У.Р. Эшби не замечает, что тем самым он, по сути дела, приписывает этому процессу начальные условия, аналогичные модельному "эволюционному процессу".

На решение проблемы сущности и возникновения жизни (кроме решения частных вопросов эволюционного катализа) претендует также А.П. Руденко - автор теории саморазвития элементарных открытых каталитических систем /2, см. также 3, 4, 5/. А.П. Руденко глубоко убежден в том, что химия одна способна решить проблему происхождения жизни. Приводя свою точку зрения /2, с. 228/, он ссылается на аналогичное высказывание Ф. Энгельса. Однако Ф. Энгельс имел в виду не химию как точную физикализованную и математизированную науку (каковой является современная теоретическая химия), а химию как отражение химической формы движения материи. В таком понимании химия в принципе не сводима к точной количественной математизации и физикализации, т.е. к точной науке (в этой связи см. /6, 7, с. 130-141/).

Свою претензию на решение проблемы сущности и возникновения жизни А.П. Руденко обосновывает фактом наличия явлений, связанных с физическими и химическими изменениями катализаторов в ходе катализа и с энергетическим сопряжением процессов (данные явления он характеризует как простейшие выражения саморазвития каталитических систем), и соответствующим теоретическим анализом. Он показывает, что к последовательной химической эволюции способны только элементарные открытые каталитические системы, существующие и развивающиеся за счет свободной энергии постоянно протекающей в них базисной каталитической реакции. Анализ этого явления приводит его к убеждению, что в принципе можно описать весь исторический путь эволюции любой развивающейся системы, а также предсказать ее

будущую эволюцию, для чего необходимо знать только основной закон эволюции, последовательность изменения ее закономерностей и условий /4, с. 231/.

Однако А.П. Руденко упускает из виду одно существенное с философской точки зрения обстоятельство. Его теория коррелирует с искусственным явлением: исходную ситуацию возникновения и саморазвития элементарных открытых каталитических систем создает сам человек. Но ведь жизнь - это не искусственное, а естественное явление. Чтобы понять возникновение и сущность жизни, необходимо знать, что в этом процессе "заменяет" человека.

Нам представляется, что А.П. Руденко, как, впрочем, и многие другие естествоиспытатели, не учитывает того, что в настоящее время в математическом естествознании существует научное направление, которое в отличие от традиционных математизированных естественнонаучных дисциплин стремится не к точному и детальному описанию процессов, происходящих внутри динамической системы, а акцентирует внимание на внешних условиях, в которых динамическая система в целом находится. При этом уже обнаружено, что в одних случаях эти условия создает человек, а в других - сама природа. Эти научные дисциплины нельзя в строгом смысле считать количественными науками, так как из-за стохастической природы исследуемых ими явлений они не могут ограничиваться с чисто количественным аппаратом математики, а вынуждены использовать математические теории с ярко выраженным качественным характером, такие, как теория бифуркаций и "теория катастроф" Р. Тома. Речь идет об обобщенной термодинамике и основанной на ней синергетике.

В этом плане, в частности, следует признать односторонней критику А.П. Руденко в адрес М. Эйгена /см. 4, с. 230-235/. В одной из предыдущих работ /8, с. 95-96/ нами уже затронут данный вопрос.

Перед тем, как подробнее остановиться на рассмотрении вышеназванного новейшего направления в математическом естествознании, уместно отметить следующее.

В связи с проблемой самоорганизации некоторые авторы (например А.А. Печенкин и В.И. Кузнецов /9, с. 114; 10, с.

173/) обращает внимание на точку зрения, выраженную в 1948 г. У. Уивером: "Классическая наука имела дело либо с линейными причинными рядами, т.е. с проблемами двух переменных, либо с проблемами, относящимися к неорганизованной сложности. Последние могут быть разрешены статистическими методами и в конечном счете вытекают из второго начала термодинамики. В современной же физике и биологии повсюду возникают проблемы организованной сложности, т.е. взаимодействия большого, но не бесконечного числа переменных, и они требуют новых понятийных средств для своего разрешения /цит. по II, с. 26/. Данный тезис содержит следующие утверждения: 1) статистическими методами можно решать лишь проблемы, относящиеся к неорганизованным системам; 2) возникновение организованных систем нельзя объяснить исходя из второго начала термодинамики; 3) организованность системы связана с взаимодействием конечного числа переменных; 4) возникновение и существование организованных систем (например биосферы) невозможно объяснить в уже имеющихся понятиях физики.

Однако к настоящему времени в работах И. Пригожина и его сотрудников /12-16/ и последователей (в частности М. Эйгена с соавторами /17-19/ и Г. Хакена /20/ - автора, называвшего новейшее направление в современном естествознании синергетикой) показано, что современной наукой преодолена ограниченность классической науки во всех четырех пунктах вышеприведенного тезиса. Развитие синергетики уже доказало, что: 1) сочетание именно статистических (точнее стохастических) методов с динамическими позволяет объяснить возникновение организованности в достаточно "сложных" ("больших") системах; 2) возникновение организованности не то что согласуется, а непосредственно вытекает из второго начала термодинамики; 3) организованность не связывается с взаимодействием конечного числа переменных, а понимается как результат взаимодействия практически бесконечного числа переменных. Поэтому нельзя ожидать, чтобы организованные состояния можно было описать как функции конечного числа микроскопических (относящихся к отдельной подсистеме) переменных. Адекватное описание таких состояний возможно лишь при помощи

нескольких макроскопических (относящихся к коллективу подсистем) переменных; 4) для объяснения возникновения и существования функционального порядка (в частности, для объяснения происхождения и сущности жизни) нужны не новые физические понятия, а новые применения традиционных физических понятий (М. Эйген).

Представители синергетики (как и У.Р. Эшби и А.П. Руденко) используют в своих рассуждениях дарвиновские термины "выживание", "наиболее приспособленный", "конкуренция", "отбор" и др. Так Г. Хакен применяет их относительно процессов, происходящих в лазере при изменении мощности его накачки энергией, И. Пригожин и соавторы - в моделях химических реакций, М. Эйген - в своей концепции самовоспроизводящихся гиперциклов. Как У.Р. Эшби и А.П. Руденко, так и представители синергетики говорят об эволюции и самоорганизации. Означает ли это, что они говорят об одном и том же? Нам представляется, что нет. Ведь в определенном смысле в науках об управлении (к ним мы относим и теорию саморазвития элементарных открытых каталитических систем) прототипом эволюции являются процессы, происходящие в машинах, а в синергетике - биологические системы (в первую очередь популяции) /см. 14, с. 27; 20, с. 14, 21/. С философской точки зрения последнее обстоятельство имеет принципиальное значение. Машины (в том числе элементарные открытые каталитические системы) конструировались и могут быть сконструированы благодаря действиям человека. Однако биологические системы ни чем и ни кем не конструировались, а возникли в природе спонтанно, т.е. самоорганизовались в полном смысле этого слова.

Проследим, что получится, если относительно машин или машиноподобных систем говорить о наследственности, изменчивости и отборе, как это делают некоторые кибернетики и авторы теорий, основанных на кибернетических принципах. Под наследственностью подразумевается передача количества информации (в соответствии с теорией информации Шеннона), а под изменчивостью - локальное изменение количества информации (общее количество информации во всей системе не изменяется). В результате "отбора" возникает не новое, а увеличивается

лишь "сложность" (число взаимодействующих, т.е. зависящих друг от друга и влияющих друг на друга, компонентов) локальной системы. Выражение "наиболее приспособленный" придается абсолютный смысл: локальная система раз и на весь период своего функционирования приспособливается к относительно постоянной среде. Таким образом, под эволюцией понимается количественное (плавное) изменение: локальный рост информации и увеличение "сложности" локальной системы. На наш взгляд, здесь утеряна всякая связь с содержанием, вложенным в эти термины Ч. Дарвином, который пытался понять не машину, а биологические, т.е. естественные явления, обращая особое внимание на относительный характер любого биологического приспособления. Если У.Р. Эшби и А.П. Руденко претендуют на объяснение происхождения жизни на основе того, что удалось сконструировать человеку, то Ч. Дарвин пытался понять эволюцию на основе того, что уже существовало, и притом не благодаря человеку. Чтобы хотя в каком-то смысле понять происхождение и сущность жизни, необходимо знать не то, что человек мог и еще может сделать со своим окружением, а то, каким это окружение является в своей естественности /в этой связи см. 6, 7/. Такие термины, как "наследственность", "изменчивость" и "отбор" можно хотя бы в каком-то смысле считать дарвиновскими лишь в том случае, когда они употребляются в контексте естественной (а не искусственной) природы. Вне данного контекста указанные термины превращаются в метафоры.

Иначе обстоит дело в синергетике. Здесь созданы новые научные понятия, "работающие" в теориях, которые коррелируют с вполне определенной предметной областью. Так как эта предметная область охватывает естественные явления (т.е. явления, не организованные человеком), то соответствующие этой предметной области рассуждения на уровне логики мышления родственны дарвиновским.

Как отмечает М. Эйген, концепция "ценности", которая стоит за дарвиновским принципом естественного отбора, "... с трудом поддается объективной физической интерпретации, что вызвало необходимость в новой интерпретации..." /17, с. 21/. Такое истолкование М. Эйген и дает в своей книге /см. 17,

гл. УШ, § 5/. Существенны следующие слова М. Эйгена: "Если мы хотим уничтожить разрыв между физикой и биологией, то необходимо разобраться в том, что такое "отбор" на языке точных молекулярных понятий, которые в конечном счете могут описываться квантовомеханической теорией. Мы должны вывести дарвиновский принцип из тех свойств материи, которые нам известны" /17, с. 21/. Мнение М. Эйгена, что даже машину типа "самовоспроизводящегося автомата". Дж. фон Неймана нельзя назвать "живым", "... ибо прародитель этого робота должен быть создан человеком, и поэтому его придется назвать "искусственным"" /17, с. 202/ следует с философской точки зрения считать единственно правильным. М. Эйген специально подчеркивает обстоятельство, что рассматриваемые им воспроизводящиеся макромолекулярные циклы, в отличие от машин, могут зарождаться сами.

В свете синергетики мы имеем следующую картину. Под наследственностью подразумевается детерминистическая стадия эволюции, а под изменчивостью - критические периоды в эволюции, когда определяющую роль начинают играть флуктуации. Ситуация здесь такова. Внешняя среда изменяется, в принципе, постоянно. Открытая макроскопическая система (возникновение организованности, как показывает синергетика, возможно только в открытых макроскопических системах) попадает в своего рода "проблемную ситуацию". Чтобы "выжить", система должна изменить свой тип функционирования. Вот тут-то и оказываются полезными отклонения от традиционного режима функционирования (микроскопические флуктуации). В результате отбора "побеждает" отдельная флуктуация, которая распространяется на всю систему или на некоторую ее часть. Выражению "наиболее приспособленный" в рамках синергетики придается относительный смысл: это выражение относится только к данным внешним условиям. Так как среда постоянно меняется, то система, для того чтобы "выжить", должна через определенные периоды времени переприспосабливаться (не обязательно в сторону повышения упорядоченности).

Сравнивая кибернетический и синергетический подходы к проблеме самоорганизации, можно отметить следующее.

1. Фактор случайности, который фигурирует в теориях, основанных на кибернетических принципах, фактически вводится в детерминистическую модель мира извне. В синергетике фактор случайности представляет собой существенный компонент самой системы (флуктуации в достаточно "сложных" системах генерируются самой системой).

2. Возможность в рамках кибернетики понимается ограниченно, поскольку в кибернетических процессах все возможности, так сказать, учтены уже "в начале" (предполагается, что структуры могут возникать лишь как комбинации вещей и процессов, причем все возможные комбинации определены конечным числом изначально независимых друг от друга частей в изолированной системе, в которой динамические законы процесса остаются неизменными). Синергетика же исходит из того, что "в начале" никаких "инструкций" не было (предполагается неопределенными как способ образования структур, так и размеры системы. Это означает, что динамические законы процесса не заданы изначально, а должны возникать, причем уже существующие законы с течением времени могут заменяться другими).

3. Кибернетика имеет дело с наличной целью (с направленностью к определенному результату), а в рамках синергетики можно говорить о "постановке целей".

4. Кибернетика изучает плавные (т.е. количественные) изменения, синергетика включает в свой объект исследования дополнительно и внезапные, резкие необратимые качественные изменения.

5. Масштабность (как в пространственном, так и в временном смысле) явлений, описываемых и объясняемых синергетикой, значительно превышает масштабность процессов, изучаемых кибернетикой.

6. Если "кибернетический мир", в принципе, управляем человеком, то "синергетический мир" нет.

Мысль о том, что с эволюционно-теоретической точки зрения не корректно говорить об управлении эволюцией (в частности, об управлении эволюцией биосферой), в своих последних работах развивает Т.Я. Сутт /см., например, 21/.

7. Кибернетический подход к проблеме самоорганизации можно охарактеризовать как элементаризм. Синергетический подход соединяет в себе в диалектическом единстве элементаризм, органицизм и историзм, т.е. принципы материального единства и развития мира.

Итак, материалом для мышления у представителей наук об управлении служат реальные машины (наиболее совершенными из них считаются роботы), которые могли и могут возникнуть в природе исключительно благодаря инженерному уму и действиям человека. А у представителей синергетики исходным материалом для мышления служат популяции живых организмов, которые не созданы внешним агентом, а возникли в природе спонтанно, т.е. самоорганизовались. В связи с этим можно сказать, что кибернетика является продолжателем декартовского стиля мышления, а синергетика — дарвиновского.

В заключение подчеркнем, что предложенное в настоящем сообщении не следует воспринимать как некую философскую критику кибернетики и восхваление синергетики. Как кибернетика, так и синергетика, разумеется, оправдывают себя, мы же хотели обратить внимание на их разные познавательные принципы. Кибернетика основывается на методах конструирования, синергетика исходит из того, что уже существует, что, так сказать дано естественной историей природы. Фундаментальную роль при этом следует все же отвести синергетическим теориям, так как они позволяют приблизиться к пониманию естественной природы, а тем самым и к решению глобальных проблем.

Ведь созданный человеком искусственный мир входит в естественный мир и носит в отношении последнего в принципе переходящий характер. Поэтому в конечном счете человек и созданный им искусственный мир подчиняются естественному. Это хорошо понимали классики марксизма-ленинизма. Разного рода некорректности возникают лишь в тех случаях, когда, ограничиваясь кибернетическими принципами, начинают претендовать на высказывания мировоззренческой, философской общности (в частности на общее объяснение происхождения и сущности жизни). Такие высказывания носят с необходимостью метафизический характер, а в некоторых отношениях, например в высказы-

ваниях о "мире в целом", становятся просто идеалистическими. Однако в лице синергетики развитие математического естествознания достигло такого уровня, что многие его выводы (например, в вопросе о соотношении случайности и необходимости) стали носить диалектический характер.

- I. Эшби У.Р. Принципы самоорганизации. - В кн.: Принципы самоорганизации. М., 1966, с. 314-343.
2. Руденко А.П. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М., 1969. 276 с.
3. Руденко А.П. Химическая добиологическая эволюция каталитических систем и критерий живого. - В кн.: Критерии живого. М., 1971, с. 37-56.
4. Руденко А.П. Эволюционный катализ и проблема происхождения жизни. - В кн.: Взаимодействие методов естественных наук в познании жизни. М., 1976, с. 196-235.
5. Руденко А.П. Саморазвитие элементарных открытых каталитических систем и химическая эволюция. - В сб.: Эволюция материи и ее структурные уровни (Тезисы выступлений к III Всесоюзному совещанию по философским вопросам современного естествознания). М., 1981, с. 16-19.
6. Вихалем Р.А. Некоторые философские проблемы физикализации химии. - В сб.: Эволюция материи и ее структурные уровни (Тезисы выступлений к III Всесоюзному совещанию по философским вопросам современного естествознания). - М., 1981, с. 87-90.
7. Вихалем Р. История формирования одной науки. (О развитии химии). (На эстонском языке) Таллин, 1981. 144 с.
8. Няпинен Л. О понятиях организации и самоорганизации в современном естествознании. - "Известия АН Эст. ССР. Общественные науки", 1982, № I, с. 90-98.
9. Печенкин А.А. Методологические проблемы развития квантовой химии. М., 1976. 153 с.
10. Кузнецов В.И., Печенкин А.А. О предмете науки и логике ее развития. - В кн.: Философия и естествознание. М., 1974, с. 152-173.
- II. Бергалаффи Л. Общая теория систем. Критический обзор. -

- В кн.: Исследования по общей теории систем. М., 1969, с. 23-82.
12. Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М., 1973. 280 с.
 13. Пригожин И., Николис Л. Биологический порядок, структура и неустойчивость. - "Успехи физических наук", 1973, т. 109, вып. 3, с. 517-544.
 14. Николис Л., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации. М., 1979. 512 с.
 15. Prigogine I., Stengers I. The new alliance, - "Scientia" 1977, vol. 112, No. 5-8, pp. 319-332 (Part 1); No. 9-12, pp. 643-653 (Part 2).
 16. Prigogine I. Time, structure and fluctuations. - "Science" 1978, vol. 201, No. 4358, pp. 777-785.
 17. Эйген М. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М., 1973. 216 с.
 18. Эйген М. Молекулярная самоорганизация и ранние стадии эволюции. - "Успехи физических наук", 1973, т. 109, вып. 3, с. 545-589.
 19. Эйген М., Винклер Р. Игра жизни. М., 1979. 93 с.
 20. Хакен Г. Синергетика. М., 1980. 406 с.
 21. Сутт Т.Я. Управление эволюцией - проблемы мнимые и реальные. - В сб.: Эволюционная теория и проблема "человек - природа". Материалы симпозиума. - Тарту, 1978, с. 104-109.

USE OF THE TERMINOLOGY OF DARWINISM
IN CONTEMPORARY MATHEMATICAL NATURAL SCIENCE

L. Näpinen

The present paper discusses the question whether the claims of some representatives of contemporary mathematical natural science (W. Ross Ashby, A.P. Rudenko; I. Prigogine, M. Eigen and their co-authors, H. Haken) to solving of the problem of the essence and origin of life are justified.

Theories based on the cybernetic principles (e.g., the theory of the self-development of elementary non-isolated catalytic systems by Rudenko) cannot solve the above mentioned problem as they consider artificial phenomena only (i.e. phenomena organized by man).

It is pointed out that generalized thermodynamics and synergetics (based on the first) have succeeded in overcoming the narrow approach of classical science to the problem of organized systems.

As synergetics is concerned with natural phenomena it enables one to come closer to the proper understanding of the essence and origin of life. Synergetics models quite a definite sphere of natural phenomena (including also the subject of Darwinism). Thus, the use of the terminology of Darwinism in synergetics is justified.

We have pointed out the differences between the synergetic and cybernetic approaches to the problem of self-organization proceeding from the interpretations of heredity, mutability and selection. The difference of those approaches is demonstrated also taking into account the role of randomness, possibilities and goals; quantitative and qualitative changes; time and space scale; interrelations between directedness and non-directedness; interrelations between elementarism, organismicism and historicism.

While in cybernetic theories real machines which have been and will always be created owing to the engineering intellect of man serve as the initial material of analysis, in synergetics this role is performed by biological systems (in the first place by populations) which have not been created by an external agent, but have emerged spontaneously (they are self-organizing in the strict sense of the word). Thus we may declare that cybernetics develops the Cartesian style of thinking, while synergetics follows the Darwinian way of thought.

ИНДУЦИРОВАННАЯ АКТИВАЦИЯ МУТАНТНОГО ГЕНА КАК СПОСОБ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ СКРЫТЫХ И МАЛОПЕНЕТРАНТНЫХ ГЕНОВ В ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ

Т. Орав

Первоочередной задачей эволюционной генетики, как правильно отмечает Р. Левонтин /1, с. 31/ является достаточно полное описание генотипической структуры популяций. Для динамического описания статистического распределения генотипов необходимо знать, какую долю популяции составляет каждый генотип в каждый момент времени.

Проблема осложняется наличием значительной доли скрытой изменчивости, т.е. неполной реализацией гена, открытой классиками генетики уже в начальный период развития этой науки /2-5/. Теоретический подход к проблеме дан в работах Н.В. Тимофеева-Ресовского на основании проведенных на дрозофиле экспериментов и наблюдений /6-9/. В частности, им введены понятия пенетрантности и экспрессивности гена. В ранних исследованиях была обнаружена зависимость реализации гена от внешних условий, в основном от температуры /3, 7, 9/, а также от генотипической среды /5, 9, 10/. Впоследствии многими авторами наблюдались случаи зависимости выхода хлорофильных мутаций (в основном у ячменя) от температуры прорастания (обзор см. в /11/).

Известные к тому времени факты привели С.С. Четверикова /12/ к выводу, что обнаружение и изучение скрытой генетиче-

ской изменчивости и механизма ее поддержания составляет одну из центральных проблем эволюционной генетики. Более или менее точные подходы к этим проблемам еще формируются и как пишет Левонтин, "... недавние успехи молекулярной биологии и теоретической популяционной генетики ... вселяет некоторую надежду на успех" (/1/, с. 34).

Большое значение изучения пенетрантности гена в эволюционной генетике убедительно выявлено В. Готтшалк /13/. Им получены мутанты гороха 46С, I57A, 237СН и I20IA, которые показали дихотомное разветвление верхней части стебля. Среобразие указанных мутантов состоит в том, что даже в чистых линиях не все растения показали разветвление, а дали два класса потомства, причем отношение и тех, и других было одинаковым в потомстве монотомных и дихотомных растений. Это означает, что растения обоих классов имеют одинаковый генотип с мутантным геном, вызывающим дихотомное разветвление, правда, не у всех растений.

Разветвление стебля приводит к увеличению количества бобов и семян и повышению плодovitости по сравнению с неразветвленными растениями, т.е. к повышенной селекционной ценности. В данном случае пенетрантность гена четко коррелирует с его селекционной ценностью. Более близкое изучение поведения мутантов I20IA и I57A в разные годы показало, что реализация мутантных генов зависела в значительной мере от условий развития в конкретном году. В цитированной работе Готтшалк приводит и другие примеры аналогичного поведения мутантов из коллекции своей лаборатории.

Селекционное значение температурозависимой реализации установлено у ряда генов устойчивости злаковых к ржавчинам, в частности у пшеницы. Н. Дуйг и С. Радхарам /14/ показали, что на основе стабильности реализации в различных условиях гены устойчивости к стеблевой ржавчине можно распределять на температурозависимые (Sr6, Sr15) и стабильные (Sr5, Sr8, Sr9b, Sr11, Sr13). При этом после введения в генوم универсально чувствительной линии W2691 ген Sr5 становится температурочувствительным, а в геноме сортов Канред и Рилайнс обеспечивает полную иммунность даже при $t^{\circ} 30^{\circ}\text{C}$. Температу-

розависимость реализации гена S_{70} отмечена также другими авторами /15/. Более сложный случай смены реализации устойчивости к бурой являвчине приведен М. Айгэ /16/: у сорта Лерма Ройо при $t^{\circ} 18-20^{\circ}C$ устойчивость контролируется одним доминантным геном, а при более высоких температурах – двумя рецессивными генами. Во всех описанных случаях /14-16/ при изменении устойчивости изменяется и селекционная ценность.

Автором настоящей статьи совместно с Г.Н. Шангиным-Березовским и И.С. Орав разработан метод, позволяющий получить конкретную информацию о степени скрытой изменчивости у носителей определенных генов /17,18/. Подход был подсказан в определенной степени фактом, что влияние температуры на реализацию генов самое сильное на начальных этапах развития – во время прорастания и непосредственно после этого. В это время в семени и проростке наблюдается самая высокая и самая изменчивая под действием внешних факторов ферментативная активность, иными словами, – деятельность биологически активных веществ, регулирующих процессы роста и развития растений. С другой стороны, Г.Н. Шангиным-Березовским получены результаты, показывающие, что химический мутаген этиленмин /ЭИ/ в слабомутагенных концентрациях вызывает вспышку реализации хлорофильных мутантов в популяции M_2 , подвергнутой в M_1 до высева гамма- или нейтронному облучению сухих семян. Популяция M_2 от облучения была для ЭИ первым поколением, в котором могли появляться только весьма редкие у ячменя доминантные мутации, тем не менее был установлен сильный модифицирующий эффект ЭИ – повышение частоты хлорофильных мутаций при низкой концентрации и ее снижение при высокой (мутагенной) концентрации. Общая картина эффекта ЭИ приводит к выводу, что данный эффект объясняется не дополнительным мутагенным воздействием ЭИ, а влиянием этого вещества на реализацию мутантных зачатков.

В дальнейшем опыты продолжались с немутагенными для растений биологически активными веществами, на следующем этапе – с гидразинхлоридом /ГХ/. Объектом служили те же хлорофильные мутации ярового ячменя, в большинстве случаев одного и того же хорошо изученного в аспекте мутагенеза сорта 'Харьковский 306'. Эффект ГХ оценивали по двум показателям: по повышению

частоты семей (потомств растения M_1) с мутациями = частоты мутаций или же по частоте измененных растений в изучаемой популяции = частоты мутантов.

Замачивание растворами ГХ в концентрациях 0,0008, 0,004 или 0,02% подвергались сухие семена γ_2 (дозы 6 и 8 кр). Более подробно полученные результаты изложены в книге /II, с. 36-38/. Если частоту мутантов или мутаций в облученной, но не обработанной ГХ популяции принять за 100%, то воздействие ГХ приводит к результатам, отраженным в таблице I. Низкая концентрация ГХ (0,0008%) не вызывает достоверного изменения выхода наследственных изменений, средняя концентрация (0,004%) дает по всем показателям и дозам сильный эффект, особенно внушительный после облучения в дозе 6 кр, высокая концентрация вызывает дополнительную реализацию лишь при дозе 6 кр. Стимулирующий эффект по показателю всхожести семян выше всего при концентрации 0,0008% /II, таб. I/. Данный факт свидетельствует о том, что выявляющее действие не сводится к стимулирующему, что позже доказано в специальном опыте /19/. Установленный нами эффект влияния биологически активных веществ на реализацию мутантных генов стал впоследствии называться "эффектом выявления".

В дальнейших, весьма крупномасштабных опытах в качестве выявляющего вещества применялся немутагенный и практически нетоксичный стимулятор - сланцевое ростовое вещество (СРВ), синтезированное в Институте химии АН ЭССР проф. А.С. Фоминой. Результаты данных опытов подробно описаны нами /II, 20/ и нет необходимости на них останавливаться, однако следует отметить, что СРВ (как и ГХ в оптимальной концентрации) дает эффект выявления высокой степени повторяемости, т.е. в подавляющем большинстве вариантов. Полученный в опытах с СРВ большой фактический материал позволяет подходить к вопросу о частоте скрытых мутаций в постмутагенных популяциях более конкретно, на уровне типа хлорофильных мутаций, а в случае некоторых более редких мутаций - на уровне мутантного гена.

В таблице 2 приведены усредненные данные опытов с дополнительным воздействием СРВ для 8 наиболее частых типов мутаций по повышению частоты мутантных растений в семьях, в кото-

Табл. I

Изменение выхода хлорофильных мутаций и мутантов
под действием ГХ в пострадиационных популяциях

Концентрация раствора ГХ, $\times 10^{-6}$	Доза облучения 6 кр		Доза облучения 8 кр	
	Частота мутаций %	Частота мутантов %	Частота мутаций %	Частота мутантов %
0	100	100	100	100
8	85	126	108	104
40	289	358	148	221
200	206	294	103	129

Табл. 2

Влияние обработки СРВ на частоту мутантных растений
в семьях-носителях мутаций M_3 по типам хлорофильных
мутаций

Тип мутаций	Средняя частота мутантов в семьях с мутациями (%)		Повышение частоты %
	Без обработки	Обработка СРВ	
Albina	8,8	17,3	97,7
Xantha	9,1	11,4	24,9
Viridis	7,1	17,3	144,9
Atrovirens	7,2	16,4	126,6
Flavoviridis	8,9	21,2	139,1
Viridomaculata	9,6	9,6	0,0
Xanthoalbina	8,7	27,3	213,8
Viridoalbina	11,5	12,5	8,7

рых они имелись и без воздействия СРВ. Эти данные показывают, что у пяти типов из восьми повышение частоты мутантных растений в семьях-носителях мутантного гена может быть весьма значительным (воздействие СРВ осуществляли до посева на M_3). На 100% и больше повышается выход таких распространенных типов

мутаций, как *albina* и *viridis*, а также типов *atroviridis* и *flavoviridis*, на 200% - более редкого типа *xanthoalbina*. Заметного эффекта обработка СРВ не дала по типам *viridomaculata* и *viridoalbina* и не только в среднем, но и по вариантам.

Были вычислены теоретические частоты ожидания мутантов в M_3 (исходя из их витальности) и проведено сравнение с ними реальных частот реализации под действием СРВ /II, с. 42-46/. Учитывая полную летальность мутации *albina* в гомозиготном состоянии, ожидаемая частота ее в M_3 составляет 16,7%, т.е. выход *albina* в опыте даже превышает ожидаемый, хотя и в пределах ошибки. Полная реализация мутантных генов *albina* маловероятна, более допустимо, что картину искажает наличие отдельных доминантных или неполностью доминантных мутаций *albina* (такие случаи наблюдали как мы, так и другие авторы). Нельзя упускать из виду также возможность повышенной селекционной ценности в некоторых случаях гетерозигот по хлорофильным лелалям, показанной на ячмене О. Густафссоном и его сотрудниками /21, 22/. У более витальных типов мутаций (*viridis*, *atroviridis*, *flavoviridis* и *xanthoalbina*) эффект СРВ приближается к ожидаемому пределу. Данные таблицы 2 показывают, что у пяти типов мутаций из восьми изученных СРВ выявляет значительную (во всяком случае большую) часть скрытого фонда мутантов.

Ввиду большой зависимости реализации хлорофильных мутаций от внешних условий и отсутствия практической ценности многие генетики считают их неподходящей моделью для популяционно- и селекционногенетических исследований. С первой претензией мы решительно не согласны. В особенности при исследовании явлений пенетрантности и экспрессивности гена зависимость реализации хлорофильных дефектов может дать интересную дополнительную информацию. Хлорофильные мутации в этом аспекте похожи на многие наследственные отягощенности человека, изменчивый характер пенетрантности и экспрессивности которых подытожил Н.В. Тимофеев-Ресовский /10/.

В эволюционном плане гены, ответственные за хлорофильные мутации могут в подавляющем большинстве случаев приводить

только к отрицательным последствиям - большому или меньшему снижению селекционной ценности. Однако в нашем распоряжении имеются результаты экспериментов Г.Н. Шангина-Березовского /23/, проведенных с обработкой 0,001%-ным раствором ГХ до высева на M_2 семян популяции, обогащенной как хлорофильными, так и другими морфологическими мутациями путем комбинированной обработки N-нитрозо-N-этилмочевинной и этилен-имином. Первый из них представляет собой вообще наиболее эффективный мутаген для получения селекционно-ценных мутаций у злаковых. Частоты мутаций и мутантов при обработке ГХ и без обработки их приведены в одной из других работ /24, табл. 17/. В таблице 3 отражены относительные приросты частот в процентах (частоты соответственно мутаций или мутантов без обработки ГХ в варианте равны 100%).

Как показано в таблице 3, в результате обработки ГХ частота хлорофильных мутаций повышалась в среднем в 2,1 раза, а мутантных растений - в 1,8 раза. Для "нехлорофильных" морфологических мутаций эти частоты составляли соответственно 1,9 и около 2 раз. Таким образом, величина эффекта выявления у обеих крупных групп мутаций примерно равна.

Данные таблицы 3 обнаруживают еще одно принципиальное сходство между двумя группами мутаций - значение эффекта выявления у разных типов весьма различное. Факт, что частота стерильных колосьев мало изменяется под действием CPB, легко объяснить, так как большинство из них представляет собой не генные мутации, а гораздо более жестко реализующиеся хромосомные aberrации.

Особенно сильно ГХ действует на реализацию мутаций короткостебельности, имеющих большое практическое значение (в результате малого количества материала разница недостоверна), а также на мутаций полустерильности. Селекционное преимущество имеют крупноколосые формы, частота которых возрастает под действием ГХ наполовину. Таким образом, изменение содержания биологически активных веществ в семени или молодом растении может приводить как к отрицательным, так и к положительным изменениям в отношении селекционной ценности. О быстром внедрении таких изменений в эволюцию свидетельству-

Табл. 3

Повышение выхода морфологических мутаций в M_2 ячменя
после обработки гидразинхлоридом

Группа мутаций	Повышение генетического эффекта после дополнительной обработки ГХ (в % от исходного эффекта)	
	по частоте мутаций	по частоте мутантов
Укороченные ости	248	300
Полустистый колос	1271 ⁺	2300 ⁺
Крупный колос	154 ⁺	172 ⁺
Полустерильный колос	126 ⁺	129 ⁺
Стерильный колос	114	109
Антоциановая окраска глав- ной жилки чешуи	164 ⁺	198
Короткостебельные	1171	2500
Позднее созревание	192 ⁺	195 ⁺
Все морфологические мута- ции (в т.ч. не включенные в табл. 3), кроме хлорофиль- ных		
	190 ⁺	196 ⁺
Хлорофильные мутации	213 ⁺	180 ⁺

⁺ Повышение эффекта под действием обработки ГХ существенно на уровне значимости выше 0,05.

ют эксперименты Г.Г. Давидяна и А.В. Анащенко /25/ по получению однодомных растений у конопля. Под действием биологически активного вещества гиббереллина (0,1-0,3%-ный раствор в начале бутонизации) от двудомных растений получены однодомные, которые переопылялись между собой и изолировались, а двудомные удалялись до цветения. На второй год обработка повторялась, а на третий год отбор однодомных растений проводили без обработки гиббереллином. Следующее поколение оказа-

лось полностью одноклониным. Результат авторы объясняют тем, что "либерализация способствует выявлению генетически детерминированных одноклониных особей" /25, с. 62/.

Роль внешнего выявляющего фактора в эволюции выполняют измененные внешние условия, приводящие к изменению содержания и активности эндогенных биологически активных веществ. Данная возможность подтверждается также в наших опытах /26/ с обработкой семян популяций ячменя, подвергнутых исходному воздействию этилендином. В качестве выявляющего фактора применялась альфаамилаза ячменя активностью примерно в 2-4 раза выше максимального содержания в зернах ячменя на 6-7 день проращивания при низкой температуре. Альфаамилаза дала четкий выявляющий эффект на частоту мутаций в M_2 при разных режимах выращивания.

Как следует из представленного материала, метод выявления мутаций биологически активными веществами позволяет получать интересные новые данные по поведению мутантных генов в изменчивых условиях внешней среды, устанавливать закономерности реализации мутационной изменчивости в условиях естественного и искусственного отбора.

1. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.
2. Castle W.G., Philipps J.C. Piebald rats and selection. - Publ. Carnegie Inst. Washington, 1914, 195 p.
3. Morgan T.H. The role of environment in the realization of a sex linked Mendelian character in *Drosophila*. - "Amer. Naturalist", 1915, vol. 49, pp. 385-451.
4. Muller H.J. Genetic variability, twin hybrids and constant hybrids in a case balanced lethal factors. - "Genetics", 1918, vol. 3, p. 422.
5. Tamme T. Die gegenseitige Wirkung genotypischer Factoren. - "Rec. Trav. Bot. Neerl.", 1916, Bd. 13, S. 44-62.
6. Timofeeff-Ressovsky N.W. Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. I. The gene variation radius incompletus in *Drosophila funebris*. - "Genetics", 1927, vol. 12, pp. 128-134.

7. Timofeeff-Ressovsky N.W. Der Einfluss der Temperatur auf die Ausbildung der Queradern und den Flügen bei Genovariation von *Drosophila funebris*. - "J. Psychol. Neur.", 1929, Bd. 38, S. 134.
8. Timofeeff-Ressovsky N.W. Gerichtetes Variieren in der phänotypischen Manifestierung einiger Genovariation von *Drosophila funebris*. - "Naturwissenschaften", 1931, Bd. 19, S. 439-497.
9. Timofeeff-Ressovsky N.W. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Aussenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. - "Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Physik. Kl. N.F.", Bd. 1, S. 53-106.
10. Timofeeff-Ressovsky N.W. Allgemeine Erscheinungen der Genmanifestierung. Handb. Erbbiologie des Menschen. Springer-Verlag, Berlin, 1940, 347 S.
- II. Калам Д., Орав Т. Хлорофильная мутация. Таллин, 1974. 60 с.
12. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. - "Журн. эксп. биол.", сер. А, 1926, т. 2, № I, с. 1-54.
13. Gottschalk W. Die Bedeutung der Genmutationen für die Evolution der Pflanzen. Stuttgart, 1971. 296 S.
14. Luig N.H., Rajaram S. The effect of temperature and genetic background on host-gene expression and interaction to *Puccinia graminis tritici*. - "Phytopathology", 1972, vol. 62, pp. 1171-1174.
15. Loegering W.Q., Geis I.R. Inheritance in the action of three genes conditioning stem rust resistance in Red Egyptian wheat. - "Phytopathology", 1957, vol. 47, pp. 740-741.
16. Iha M.P. Location of genes for seedling resistance to race 40 and 24 of black rust in wheat varieties Lerma Rojo and Sonora 64. - "Indian J. Genetics and Plant Breeding", 1970, vol. 30, pp. 402-409.
17. Орав Т., Шангин-Березовский Г. Биологически активные соединения и радиационный мутагенез. - В кн.: Использо-

- ние изотопов и излучений в исследованиях по сельскому и лесному хозяйству. И., 1968, с. III-III6.
18. Орав Т., Шангин-Березовский Г., Орав И. Радиационный мутагенез и модифицирующие его условия. Таллин, 1972. 215 с.
 19. Шангин-Березовский Г. Влияние гидразинхлорида на выход мутаций, вызванных действием химических мутагенов, и отбор при прорастании семян. - "Генетика", 1977, № 4, с. 593-602.
 20. Орав Т., Орав И. Об изменении пенетрантности индуцированных хлорофильных мутаций при помощи биологически активных веществ. - "Изв. АН ЭССР, Биология", 1971, т. 20, № 2, с. 159-167.
 21. Gustafsson Å. The effect of heterozygosity on variability and vigour. - "Hereditas", 1946, vol. 32, pp. 263-286.
 22. Gustafsson Å., Nybom H., v. Wettstein D. Chlorophyll factors and heterosis in barley. - "Hereditas", vol. 36, pp. 383-392.
 23. Шангин-Березовский Г., Прийлин О., Орав Т. Различная чувствительность хлорофильных и нехлорофильных мутаций к постмутагенному действию гидразинхлорида. - "Изв. АН ЭССР. Биология", 1973, т. 22, № 2, с. 132-140.
 24. Прийлин О., Шнайдер Т., Орав Т. Исследования по химическому мутагенезу у сельскохозяйственных растений. Таллин, 1976. 205 с.
 25. Давидян Г.Г., Анащенко А.В. Применение гиббереллина в селекции и семеноводстве технических и масличных культур. - В кн.: Второй съезд ВОГИС им. Вавилова. Выст. III. Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений на генетических основах. 1972, т. I, с. 61-62.
 26. Шангин-Березовский Г., Орав Т. Влияние альфаамилазы и солода на реализацию вызванных этиленимином хлорофильных мутаций. - "Изв. АН ЭССР. Биология", 1975, т. 24, № I, с. 42-50.

INDUCED ACTIVATION OF MUTANT GENE AS A METHOD
FOR RECOGNIZING OF THE BEHAVIOUR OF CRYPTIC MUTANTS AND
MUTANTS WITH LOW PENETRANCE IN EVOLUTIONARY PROCESS

T. Orav

The dynamic picture of the behaviour of genes in a population, extremely necessary for understanding the process of microevolution, is very complicated not only because of the discrepancy between the phenotype and the genotype, but also because of the disturbances in the realization of genes due to the fluctuations in their penetrance and expressivity. The extreme form of low penetrance are cryptic genes not realized even in the homozygous situation.

In collaboration with G. Shangin-Berezovsky and I. Orav we have worked out an original method for increasing the output of mutants in the populations enriched with mutations by irradiation or chemical treatment. M_2 or M_3 barley seeds were subjected to a presowing treatment with biologically active substances such as hydrochloric hydrazine, oil-shale growth stimulator (OSGS) in the concentrations close to the stimulating ones. Under the treatment with OSGS in most types of chlorophyll mutations (albina, viridis, atrovirens, flavoviridis and xanthoalbina) examined the frequency of mutated plants in the mutant strains increased twice or more. The revealing effect of OSGS was somewhat weaker in the strains of the xantha type. A comparison of increased mutant frequencies with the theoretical values of frequencies obtained by using the recessive monofactorial model at different survival indexes indicates that a great part of cryptic mutants is revealed under the action of OSGS. In the albina type the frequency of mutants was close to the theoretical maximum.

It was demonstrated by a special experiment that by the intensity of realized chlorophyll mutants one can judge of the level of the whole genetic variability and predict the

frequency of useful changes. After the treatment with hydrochloric hydrazine the frequency of chlorophyll mutants increased 1.8 times, the frequency of "non-chlorophyll" morphological mutants - about 2 times. Thus, the revealing effect of active substances was almost equal in the two main large groups of mutations. It appeared that native active substances of barley such as alpha-amylase showed in the case of presowing treatments revealing effect analogous to that shown by the other biologically active substances in our experiments. The results obtained confirm our hypothesis that changeable environmental conditions act as revealing factors in microevolution giving rise to changes in the content of biologically active substances in organisms and in this way directing the realization of cryptic genes and genes of incomplete realization.

ИЗУЧЕНИЕ ВИДООБРАЗОВАНИЯ И НОВЫЕ МОДЕЛИ ПРОЦЕССА ЭВОЛЮЦИИ

К. Паавер

Наряду с крупными успехами в познании субстрата и механизма эволюции (эволюционной статистики по Дж. Гексли /21/), в последние десятилетия наблюдается повышение интереса к закономерностям эволюционной динамики, т.е. к темпам, модусам и путям эволюционного процесса. Дискуссия по проблемам изучения эволюции как процесса оживилась, в частности, в связи с некоторыми новыми концепциями и моделями, из которых следует прежде всего отметить представления Э. Майра об относительной стабильности видов, о центральной роли в эволюции видообразования и "генетической революции" при этом процессе /28/, "прямоугольную" модель эволюции С. Стэнли /32/, гипотезу квантового видообразования В. Гранта /1/ и др. Особое внимание привлекает сейчас модель "прерывистого равновесия" С. Гоулда и Н. Элдриджа /15, 16 и др./, в которой учтен также ряд моментов отмеченных выше близких к ней концепций.

Центральными утверждениями указанной модели можно считать следующие. 1) Норма существования вида - это морфо-физиологический стазис, т.е. стабилизированное состояние с незначительными ненаправленными флуктуациями признаков, не связанными с происхождением данного вида и не приводящими к новому видообразованию. Уравновешенное (практически неизменное) состояние вида, составляющее 99 и более процентов продолжительности жизни вида, изредка прерывается короткими периодами быстрого видообразования. 2) Новые виды возникают

не путем градуалистского филетического превращения, т.е. постепенной медленной трансформации целых популяций предковых видов, а скачкообразно, в форме быстрой (геологически почти мгновенной) дивергенции небольших отпочковавшихся от предкового вида субпопуляций (прежде всего периферических изолятов). 3) Основное количество эволюционного изменения происходит в ходе видообразования.

С. Гоулд, Н. Эдридж, С. Стэнли и др. критикуют традиционное объяснение наблюдаемой в геологической летописи морфологической прерывистости неполнотой палеонтологических данных. По их мнению, палеонтологи-эволюционисты, исходя из градуалистских представлений, ищут прежде всего доказательства постепенного изменения видов и игнорируют данные об их скачкообразном изменении.

Концепция прерывистого равновесия считается ее авторами и сторонниками новым подходом в эволюционной теории, одним из проявлений современной биологической философии. Она весьма широко обсуждается в эволюционной литературе и на научных форумах. Она была, например, разносторонне рассмотрена на научной конференции "Макроэволюция", проведенной в 1980 г. в г. Чикаго, которая рекламируется как одна из наиболее важных в эволюционной биологии за последние 30 лет /27/. Однако многие авторы не считают данную концепцию настолько оригинальной, чтобы давать ей такую высокую оценку, и указывают на наличие в ней ряда спекулятивных, не подтвержденных фактическим материалом положений /см. 19 и др./. Сильно расходятся мнения авторов, например, относительно характера эволюции человека. Палеонтологами этот процесс трактуется чаще всего с позиций постепенного филетического превращения форм, сторонники же модели прерывистого равновесия считают эволюцию гоминидов его хорошим примером. Дискуссия по данному вопросу продолжается. В ряде новейших работ по ископаемым гоминидам отмечается, что в эволюции указанной группы нельзя выделить ни продолжительных периодов стазиса, ни прерывистого скачкообразного образования видов /12/. Такие виды, как *Homo habilis* и *Homo sapiens*, являются транзитивными формами /38/, а у *Homo erectus* установ-

лена значительная хронологическая изменчивость краниологических признаков /9/.

Хотя эту модель нельзя считать универсальной и она принята далеко не всеми эволюционистами, ее опубликование, по-видимому, содействует постановке и анализу на фактическом материале многих пока неясных вопросов и дает, тем самым, импульс дальнейшему развитию ряда разделов эволюционной теории, в частности изучению закономерностей эволюции как процесса. Противоречивость положений, выдвинутых в ходе дискуссии вокруг модели прерывистого равновесия, свидетельствует о недостаточной разработанности проблем эволюционной динамики в синтетической теории эволюции.

В настоящей статье мы не ставим себе задачу, дать разносторонний анализ модели прерывистого равновесия, а рассмотрим с учетом результатов собственных работ по изменчивости субфоссильных популяций млекопитающих лишь некоторые проблемы, выдвинутые в дискуссии по ней. Остановимся, в частности, на вопросах изучения стазиса видов, а также хроноструктуры, темпов и модусов процесса видообразования.

О микроэволюции и морфологическом стазисе видов

Выдвинув тезис о происхождении основной части эволюционных изменений в ходе скачкообразного возникновения видов, а не постепенных филетических сдвигов в их пределах, авторы прерывистой концепции поставили вопрос о структуре эволюционного процесса, привлекающий в настоящее время значительное внимание. Как в последние годы неоднократно подчеркивалось /6, 7, 36 и др./, для достижения интегрального понимания эволюции необходимо исследовать не только ее факторы, темпы и модусы, но и ее структурные характеристики. Структура как организованное множество ступеней, этапов, фаз, сторон и т.д. представляет собой наряду с направленностью важнейший критерий процесса развития.

Одним из основных аспектов данной проблемы является соотношение различных уровней и подуровней эволюционного процесса, прежде всего внутри- и надвидового (микро- и макроэволюционного). Исходя из основного каузального механиз-

ма и элементарных факторов, противопоставление микро- и макроэволюции невозможно, поскольку макроэволюция не может осуществляться вне процесса микроэволюции. События макроэволюционного уровня включают микроэволюционные процессы, однако выходят за рамки последних, представляя собой их определенную последовательность. Направления макроэволюции нельзя установить, исходя из направленности внутривидовых сдвигов.

Так как микро- и макроэволюция представляют собой взаимосвязанные процессы, необходимо их системное исследование с рассмотрением их специфики, с учетом разных масштабов эволюционного времени. Модель Гоулда и Эдриджа, как и палеонтологические эволюционные концепции вообще, является макроэволюционной и в этом смысле асимметричной (не интегральной). Видообразование рассматривается в этой модели как первичное событие в становлении филогенетического древа, дифференциации крупных таксонов, повышении уровня организации и освоении новых адаптивных зон. Элементарным внутривидовым явлениям и низким уровням эволюционной дифференциации обращается в ней меньше внимания. Подходя к видообразованию со стороны элементарных явлений, его следует считать завершающим этапом микроэволюции.

При рассмотрении процесса возникновения видов с точки зрения теории микроэволюции обычно исходят из лежащих в его основе генетических закономерностей. Так, В. Грант, излагая общую теорию видообразования, взял за основу факторы, создающие генетическую изменчивость, и их сочетание с типами пространственной организации процесса. Сущностью образования нового вида считается становление новых комплексов адаптивных генных комбинаций и генетически закрытых систем со стабилизированным морфогенезом и специфической нишей. Качественный скачок от одного стабилизированного состояния к другому как адаптивный сдвиг от одной ниши к другой может быть охарактеризован рядом "процессуальных" параметров - скоростью, направлением, продолжительностью и др. Важным, но крайне слабо изученным параметром является масштаб движения гено- и фенофонда зарождающегося вида ("длина эволю-

ционного шага") /7/.

Чтобы достичь целостного понимания видообразования и связать его принципиальный механизм с фактическим ходом этого процесса, необходимо изучить его собственную структуру и установить типологические характеристики его этапов. Хронологической структурой процесса видообразования считают упорядоченность его этапов и фаз во времени (начиная с элементарных явлений и вплоть до возникновения хорошо обособленного вида), различающихся по эволюционному значению, адаптивности, а также масштабу изменения организации особей. Для познания хроноструктуры видообразования необходимо установить скорость, продолжительность и направление изменения показателей популяций как проявление изменения их генофонда.

Возникает вопрос о шкале времени изучения параметров процесса видообразования, а также о возможностях палеонтологических методов при этом.

Весь процесс возникновения вида протекает в эволюционном времени. На применяемой в палеонтологии шкале геологического времени видообразование кажется почти мгновенным, а его отдельные этапы оказываются неразличимыми. Палеонтология (в ее классическом понимании), занимаясь историей вымерших крупных групп, оказывается по "степени разрешимости" доступных ей методов изучения эволюционных изменений в общем слишком крупномасштабной, чтобы достоверно установить необходимые характеристики хода видообразования, начиная со сдвигов элементарного уровня. Процессы внутривидовой дифференциации, ввиду их относительной скорости и незначительности сопровождающих их морфологических изменений, обычно выпадают из поля зрения палеонтологов. С другой стороны, становление вида оказывается для исследования в необиологическом масштабе (на шкале "экологического времени") слишком медленным. Поэтому необиологи, не имея возможности непосредственно наблюдать за процессом возникновения видов во времени, опираются при анализе данной проблемы на картину географической изменчивости современных форм. Они фиксируют наблюдаемые в настоящее время стадии дивергенции популяций

и, расположив их во временной последовательности, пытаются таким путем реконструировать ход событий в процессе формирования нового вида /2/. Это – метод познания путей видообразования на основе поиска в современной биоте "зарождающихся подвидов и видов".

Подобный анализ эволюционной изменчивости, например современных популяций птиц и ящериц на архипелагах, является сложным и требует комплексного подхода, но несомненно весьма перспективен /10/. Тем не менее неозоологическая методика оказывается в известном смысле все же однобокой. Ее недостатком следует считать, в частности, невозможность определить скорость и продолжительность изучаемых процессов, а эти показатели имеют исключительно важное значение в деле установления конкретных путей становления видов.

Обоснованным представляется различать в эволюционном времени микро-, макро- и мезоэволюционные масштабы. Мезоэволюционный масштаб времени соответствует продолжительности периода формирования локальных популяций, подвидов и видов. Данная шкала, охватывая промежутки времени в тысячи и десятки тысяч лет, гораздо крупнее необиологической (экологической), но она не включает миллионы, десятки и сотни миллионов лет, в ходе которых происходят макроэволюционные события. Такой подход позволяет рассматривать видообразование в геологическом времени, т.е. исследовать его как исторический процесс, но не на шкале макроэволюционных событий, а в его микроотрезках.

В ряде работ /6, 7 и др./ нами предпринята попытка показать обоснованность и перспективность изучения эволюции как процесса в данном масштабе времени на основе "мезобиологического" (промежуточного между нео- и палеобиологическим) подхода. Как палео-, так и неозоологи, исходя из специфики своих данных и методов, нередко скептически оценивают возможности этих исследований. Между тем их перспективность показана в многочисленных работах по изменчивости и дифференциации форм четвертичной фауны, в частности субфоссильных популяций млекопитающих /13, 14 и др.; 22, 23, 24, 25 и др.; 5 и др./. В рамках мезобиологических исследований возможно

описание и анализ эволюционных событий популяционного уровня. Они позволяют, в частности, проанализировать (с учетом специфики вида, географического района, экологической обстановки и геологического периода) градиенты популяционных изменений во времени (хроноклины), выявить их сложный рисунок с меняющимися темпами и направлениями изменения, периодами относительной стабильности и более или менее резких изменений. Об этом свидетельствуют, например, результаты изучения тенденции измеления, наблюдаемой с конца плейстоцена у многих видов европейских млекопитающих (медведя, зубра, тура, косули, кабана и др.) /см. 5/.

Большая продолжительность существования многих видов убедительно показана палеонтологами. Большинство видов европейской териофауны существует более 300 тыс. лет /33/. Наиболее древние из них, например европейская рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), имеют возраст 3 миллиона лет /26/. У кайнозойских пресноводных моллюсков видовой возраст достигает даже 5-7 миллионов лет /37/. Но эти длительные промежутки времени не являются периодами полного постоянства видов или лишь несущественного изменения составляющих их популяций. Общая картина, вырисовывающаяся по данным изучения внутривидовой изменчивости количественных признаков четвертичных млекопитающих, оказывается очень динамичной. Она свидетельствует об изменении популяционной структуры видов во времени, т.е. даже вполне сформировавшиеся виды в период после приобретения генетической самостоятельности не находятся в состоянии полного постоянства (застоя). Направления, скорости и модусы этих изменений сильно варьируют у разных видов и популяций, а также в зависимости от динамики условий среды. Постоянно формируются и исчезают формы, а зачастую подвиды. Анализ этих изменений в голоцене Прибалтики у ряда изученных видов млекопитающих (например, барсука, лося, бобра и др.) свидетельствует о том, что структура их видового населения даже регионально значительно изменилась за указанный период /5/. Преобразование локальных популяций в данной области обычно не привело к формированию новых подвидов, однако у некоторых видов (у барсука, лесной куницы, медведя

и др.) установлены также субфоссильные хронологические подвиды /13/. Изучение динамики полиморфизма в строении жевательной поверхности ("морфотипов") коренных зубов четвертичных полевок (например, узкочерепной и водяной полевок, степной пеструшки и др. /см. 3/) также указывает на то, что стабилизированная стадия вполне сформировавшихся видов не является состоянием неизменным.

Таким образом, результаты мезобиологических исследований свидетельствуют о эволюционном динамизме системы популяций, составляющих видовое население. В то же время в свете этих исследований вырисовывается несостоятельность крайних градуалистских представлений, предполагающих, что новые виды возникают в ходе постепенного, равномерно медленного превращения популяций. В большинстве случаев популяционная изменчивость ограничивается низким (демовым) уровнем и лишь изредка, при появлении определенных условий, она приводит к отпочкованию новых видов. В макроэволюционных моделях, как прерывистых, так и градуалистских, масштабы и роль этой внутривидовой динамики недооцениваются, ввиду чего она остается оторванной от процесса становления новых видов.

О скорости и способах (модусах) видообразования

Темпы и модусы эволюции рассматриваются обычно раздельно как самостоятельные аспекты эволюционной динамики. Фактически они представляют собой хотя и качественно разнорядковые, но взаимосвязанные явления. В зависимости от специфики предковой популяции, динамики условий среды и случайных событий, возникновение нового вида может протекать (при его едином принципиальном механизме) в различной форме (различными способами).

Темпы изменения являются одной из характеристик модуса эволюционного процесса. Различные модусы видообразования представляют собой континуум. Их отличительные признаки, взятые в отдельности, перекрываются.

Прерывистая модель представляет видообразование в форме скачка — быстрого однократного сдвига в организации особой небольшой субпопуляции, не связанного с охарактеризованными выше постоянно происходящими внутри вида постепенными изменениями целых популяций. Поэтому обычно ее связывают с квантовыми представлениями об эволюционном процессе, а иногда также признанием важной роли единичных генетических изменений с крупным фенотипическим сдвигом, в частности с идеей Р. Гольдшмидта о системных мутациях /см. 10/. Однако это не означает, что ее можно полностью отождествлять с концепцией макрогенеза. Квантовое видообразование как модус, хотя ему иногда и придается главенствующее значение, фактически весьма слабо изучено. Генетические и онтогенетические механизмы, при которых такой модус видообразования оказывается возможным (хромосомные перестройки, сдвиги в генной регуляции морфогенеза, аллометрия, гетерохрония и др.), выявлены, но сам процесс пока документирован слабо. Иногда в специальных условиях, особенно у малоподвижных организмов /34/, данный процесс происходит по способу квантового видообразования. Обычно же новый вид возникает в ходе длительной дифференциации дочерней популяции путем географического видообразования, причем предшественником нового вида служит географическая раса /1/.

Взаимоотношения между разными способами видообразования остаются еще не выясненными /29/. Все определения модусов видообразования, оперирующие темпами изменений как отличительным признаком, остаются в значительной степени условными, пока не выработана классификация скоростей эволюции на микро- и мезоэволюционных шкалах времени.

Исследование изменчивости четвертичных млекопитающих показывает, что скорость хроноклиальных сдвигов в морфологических признаках может быть в определенной эволюционной ситуации очень высокой. Тем не менее крупных скачков, свидетельствующих о возможности возникновения новой популяции подвидового или видового ранга, за несколько поколений у этой группы не выявлено. Все этапы дифференциации видового населения, вне зависимости от темпов изменений,

носят непрерывный характер. Процесс формирования нового вида занимает обычно, судя, например, по данным четвертичной палеонтологии, тысячи и десятки тысяч лет. Возникновение подвидов млекопитающих даже в условиях полной изоляции занимает несколько тысяч лет /см. 33/, и лишь у некоторых мышевидных грызунов (например, *Mus musculus faeroensis* /см. 20/) оно, по-видимому, происходило за несколько столетий.

Промежуток времени, необходимый для образования нового вида, занимает много тысячелетий не только у млекопитающих /35/. О большой продолжительности видообразовательного скачка свидетельствуют также примеры, приводимые по другим группам животных, например пресноводным моллюскам, у которых он достигает 5-50 тысяч лет /31; 37 и др./. Он кажется мгновенным только в геологическом масштабе времени в сравнении с макроэволюционными событиями большой длительности.

Там, где палеонтологи, оперируя в своих анализах и выводах в геологическом времени, усматривают почти мгновенные сдвиги в морфофизиологической организации организмов, в другом временном масштабе может быть выявлена сложная динамика эволюционного процесса внутри вида, а отмеченные кванты (исключительно быстрые, глубокие, необратимые и достаточно полные скачки, в ходе которых естественный отбор не работает) оказываются фактически квазиквантами. Нет оснований для абсолютизации скачкообразности видообразования, причисления данного процесса к "взрывным" скачкам, для его резкого противопоставления с постепенными внутривидовыми преобразованиями /см. также 4/.

Удачные модельные случаи, т.е. серии палеонтологического материала, позволяющие документировать весь процесс (особенно его последние этапы) формирования дочернего вида из предкового и решать спорные вопросы о его модусах, крайне редки. Одним из таковых, часто цитируемых в эволюционной литературе, является возникновение белого медведя *Ursus maritimus*. Генетически он, по-видимому, близок к предковому виду бурому медведю (получены гибриды и они плодовиты), но по морфологическим признакам и адаптивной нише они заметно различаются. Исходя из этого, его нередко относят даже к

самостоятельному роду *Thalassarctos*, который проник в новую полуводную адаптивную зону. Согласно единому мнению исследователей, это – вид позднего происхождения. Но каким способом он возник? Здесь взгляды сильно расходятся. Некоторые исследователи относят данный случай к типичным примерам квантового видообразования /16, 33/, другие же видят в нем черты непрерывного филетического превращения /18 и др./.

Автор монографии об эволюционной истории белого медведя, финский палеотериолог Б. Куртэн /25/ считает, например, что после обособления в качестве самостоятельного вида он продолжал постепенно изменяться в течение последних двадцати тысяч лет. Субфоссильные остатки белого медведя морфологически ближе к бурому медведю, чем к современному белому. Описан даже субфоссильный подвид, маркирующий путь этого филетического превращения – *Thalassarctos maritimus thyraunus* /25/. Авторы модели прерывистого равновесия придерживаются иного мнения, полагая, что белый медведь возник как вид в конце позднего плейстоцена из весьма маленькой группы особей предкового вида, приспособившейся вследствие квантового сдвига к полуводным условиям жизни в Арктике, после чего он уже не изменился.

Настоящий случай изучен еще недостаточно, чтобы однозначно отнести его к примерам либо филетического превращения видов, либо квантового видообразования. Очевидно, изменение данной формы в позднем плейстоцене и голоцене может быть интерпретировано также с позиций классической концепции географического видообразования. Учитывая, что белый медведь является весьма молодым видом, не исключено, что морфологические сдвиги, происходившие в течение последних двадцати тысяч лет, свидетельствуют не о градуалистском превращении вполне сформировавшегося вида, а о продолжении еще не завершенного видообразования.

Быстрое дивергентное изменение весьма небольшой изолированной популяции, выделяемое в качестве квантового видообразования, представляет собой не тип процесса, совершенно отличный от географического видообразования, а его крайний

вариант. Отличия квантового видообразования от традиционно принимаемого географического видообразования /см. 34; I/ (большая скорость изменений, их резкий характер, небольшая величина исходной популяции, большая роль инбридинга и дрейфа генов и др.) не столь кардинальны, чтобы "запретить" подобную трактовку их соотношения. В географических изолятах, в которых перестройка генного комплекса популяции облегчается, внутривидовая эволюция и формирование нового фенотипа происходят, естественно, наиболее быстро. Однако анализ субфоссильного материала показывает, что относительно быстрыми темпами могут изменяться также сравнительно крупные, частично изолированные популяции политипических видов. Если формирование хорошо выраженных подвидов на больших островах в течение голоцена считать квантовым видообразованием, как это делает С. Стенли /33/, указывая на формирование, например, подвида *Castor canadensis saecator* на Ньюфаундленде, то к данному типу видообразовательных процессов можно отнести и многие примеры географической дифференциации популяций млекопитающих в Северной и Восточной Европе, что вряд ли правомерно. Предположение, что поток генов как фактор, препятствующий дифференциации и дальнейшей дивергенции относительно больших популяций, не так эффективен, как предполагалось ранее, по-видимому, обосновано.

Относительное значение различных модусов видообразования в эволюционном процессе не может быть в настоящее время установлено. Однако ясно, что для выделения какого-либо модуса видообразования в качестве единственно возможного, нет оснований.

Вопрос о способах возникновения новых видов, очевидно, не может быть поставлен в альтернативной форме: географическое или квантовое видообразование или же филетическое превращение. Возможны различные переходные (промежуточные) варианты между указанными модусами. К аналогичному выводу пришли некоторые авторы также относительно градуалистской и прерывистой концепций видообразования. Например, С. Стенли /33/ подчеркивает, что фактически эти две концепции не взаимоисключающие: градуалистская модель признает возмож-

ность временного ускорения процесса видообразования в определенных условиях. В то же время прерывистая модель не отрицает возможность возникновения вида путем постепенного филетического сдвига, она только отводит ей подчиненную роль. Согласно В. Гранту /17/, две формы видообразования – прерывистая и градуалистская – соединены многими переходами.

Некоторые общие выводы

Иногда спрашивают, не свидетельствует ли появление новых моделей эволюционного процесса о смене парадигмы (в смысле Т. Куна) или революции в эволюционной теории. Однако для такой постановки вопроса нет достаточных оснований. В прерывистой модели нельзя видеть альтернативу дарвинизму. Подчеркивая особое значение видообразования как центрального события в структуре эволюции, она в определенном аспекте даже как бы продолжает дарвиновскую линию понимания общих закономерностей эволюционного процесса.

Универсальный градуализм ("ультраградуализм"), против которого направлена "прерывистая" концепция общей структуры эволюции, внутренне не связан или непосредственно не вытекает из дарвиновских представлений о механизме эволюции. Скорее всего он является отражением традиционного для палеонтологии филетического подхода в понимании хода эволюционного процесса.

Значение "прерывистых" концепций состоит не в совершенствованном или целостном подходе к видообразованию, а в подчеркивании необходимости более дифференцированного по сравнению с обычно принятым в палеонтологии понимания структуры эволюционного процесса и его темпов. В синтетической теории эволюции ряд проблем динамики эволюции пока слабо разработан, о чем свидетельствует также разнообразие и несогласованность взглядов о ней. В модели прерывистого равновесия некоторые аспекты проблемы путей эволюции освещены, по-видимому, более широко и рельефно, чем у большинства "синтетиков". Тем не менее нельзя считать эту модель опровержением положений синтетической теории эволюции о структуре и путях эволю-

ционного процесса. С данной теорией эволюции совместимы обе концепции: как прерывистого равновесия, так и градуализма /35, 17/. Никаких специфических факторов для объяснения быстрого видообразования или морфологического стазиса, не принимаемых синтетической теорией эволюции, эта модель не предлагает. Нет принципиальных трудностей для объяснения этих явлений с позиции дарвиновского понимания механизма эволюции.

Анализ новейших тенденций в понимании эволюционной динамики свидетельствует о необходимости дальнейшей интеграции (вслед за совершенным Дж. Г. Симпсоном /8, 30/ синтезом) необиологических и палеонтологических данных на основе учета различных масштабов эволюционного времени, также с применением "мезобиологического" подхода. Трактовка вида как реально существующей и динамически изменяющейся во времени системы популяций, а не только произвольно выделяемого отрезка эволюционного континуума, открывает новые перспективы для палеонтологического изучения эволюции /II/ и сочетания его результатов с необиологическими данными.

Интегральный подход к данной проблеме должен опираться на сочетание дарвиновского принципа всеобщности эволюционного процесса с принципом его структурированности. Если первый из этих принципов подчеркивает динамичность и пластичность гено- и фенофонда вида, то второй указывает на сложный характер видообразования, его разноуровневость, а также на многообразие темпов и путей, отвергая тем самым представление о нем как об однообразно медленном изменении целых популяций.

1. Грант В. Эволюция организмов. М., 1980. 407 с.
2. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.
3. Малеева А.Г. Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*).
- В кн.: Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Труды Зоол. инст., 1976, 66, с. 48-57.
4. Миклин А.М., Подольский В.А. Категория развития в марксистской диалектике. М., 1980. 166 с.
5. Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млеко-

- питающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965. 494 с.
6. Паавер К.Л. Значение субфоссильных популяций для разработки эволюционных проблем. - В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л., 1979, с. 4-II.
 7. Паавер К.Л. Проблемы изучения эволюции как процесса в эволюционной морфологии. - "Журн. общ. биол.", 1980, 41, 2, с. 165-175.
 8. Симпсон Дж.Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948. 358 с.
 9. Allen L.L. Stasis vs. evolutionary change in *Homo erectus*. - "Amer. J. Phys. Anthropol.", 1982, 57, 2, p. 166.
 10. Bock W.J. The synthetic explanation of macroevolutionary change - reductionistic approach. - "Bull. Carnegie Museum of Nat. Hist.", 1979, 13, pp. 20-69.
 11. Cracraft J. Pattern and process in paleobiology, the role of cladistic analysis in systematic paleontology. - "Paleobiology", 1981, 7, 4, pp. 456-468.
 12. Cronin J.E., Boaz M.T., Stringer C.B., Rok Y. Tempo and mode in hominid evolution. - "Nature", 1981, 292, 5819, pp. 113-122.
 13. Degerbøl M. Danmarks pattedyr i fertiden i sammenligning med recente former. I. - "Vid. Medd. dansk. naturh. For.", 1933, 96, pp. 357-641.
 14. Degerbøl M. On post-glacial subspecific differentiation in Danish vertebrates. - In: Proceedings of the XVth Intern. Congr. of Zoology. London, 1959, pp. 152-154.
 15. Eldredge N. and Gould S.J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. - In: Models in Paleobiology. San Francisco, 1972, Freeman and Cooper, pp. 82-115.
 16. Gould S.J. and Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. - "Paleobiology", 1977, 3, pp. 115-151.
 17. Grant V. The genetic goal of speciation. - "Biol. Zbl.", 1981, 100, 5, pp. 473-482.
 18. Hecht M.J. The role of natural selection and evolutionary rates in the origin of higher levels of organization. - "Syst. Zool.", 1965, 14, pp. 301-317.

19. Hecht M.K. Morphological transformation, the fossil record, and the mechanisms of evolution: A debate. Part II. The statement and the critique. - In: *Evolutionary Biology*. 1974, 7, pp. 295-303.
20. Huxley J.S. *Evolution. The Modern Synthesis*. London, Allen and Unwin, 1942. 645 p.
21. Huxley J. The evolutionary process. - In: *Evolution as a Process*. London, Allen and Unwin, 1954. 367 p.
22. Kurtén B. On the variation and population dynamics of fossil and recent mammal populations. - "*Acta Zool. Fenn.*", 1953, 76, pp. 1-122.
23. Kurtén B. Observation on allometry in mammalian dentitions; its interpretation and evolutionary significance. - "*Acta Zool. Fenn.*", 1954, 85, pp. 1-13.
24. Kurtén B. A case of Darwinian selection in bears. - "*Acta Zool. Fenn.*", 1957, 11, pp. 412-416.
25. Kurtén B. The evolution of the polar bear, *Ursus maritimus* Phipps. - "*Acta Zool. Fenn.*", 1964, 108, pp. 1-30.
26. Kurtén B. *Pleistocene Mammals of Europe*. Chicago, Aldine, 1968. 317 p.
27. Lewin R. Evolutionary theory under fire. - "*Science*", 1980, 210, pp. 883-887.
28. Mayr E. Change of genetic environment and evolution. - In: *Evolution as a Process*. London, Allen and Unwin, 1954, pp. 157-180.
29. Mayr E. Speciation. - In: *Evolution and the Diversity of Life. Selected Essays*. London, The Belknap Press of Harv. Univ. Press, 1977, pp. 117-220.
30. Simpson G.G. *The Major Features of Evolution*. New York, Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.
31. Smith J.M. Macroevolution. - "*Nature*", 1981, 289, 5793, pp. 13-14.
32. Stanley S.M. A theory of evolution above the species level. - "*Proc. Nat. Acad. Sci.*", 1975, 72, pp. 646-650.
33. Stanley S.M. *Macroevolution. Pattern and Process*. San Francisco, W.H. Freeman and Co., 1979. 332 p.
34. Stebbins G.L. Patterns of speciation. - In: *Evolution*.

- San Francisco, W.H. Freeman and Co., 1977, pp. 195-232.
35. Stebbins G.L., Ayala F.J. Is a new evolutionary synthesis necessary? - "Science", 1981, 213, 4511, pp. 967-971.
36. Újheli M. Az evolúciós folyamatok strukturális lefrása. - "Biológia", 1980, 28, 2, pp. 199-209.
37. Williamson P. Morphological stasis and developmental constraint: real problem for neo-Darwinism. - "Nature", 1981, 294, 5838, pp. 214-215.
38. Wolpoff M.H. Transition and continuity in Pleistocene hominid evolution. - "Amer. J. Phys. Anthropol.", 1982, 57, 2, pp. 241-242.

STUDY OF SPECIATION AND NEW MODELS OF EVOLUTIONARY PROCESS

K. Faaver

In connection with several new conceptions and models discussions about the problems of considering evolution as a process have become topical recently. At present of particular interest is the model of "punctuated equilibria" proposed by S. Gould and N. Eldredge. They regard it as a new approach in the evolutionary theory, a manifestation of contemporary biological philosophy. Some problems (such as the study of the stasis of species, chronostructure, tempos and modes of speciation) raised in the discussions about the model are treated in the paper. They are considered on the basis of the results obtained by the author in the course of the research into the variation and differentiation in subfossil mammal populations.

The distinguishing between three evolutionary time scales, namely the micro-, macro- and mesoevolutionary one, seems to be highly justified. Under mesoevolutionary time one regards the period of time during which local populations, subspecies and species were formed. The distinc-

tion between those evolutionary time scales makes it possible to study speciation in geological time, i.e. to regard it as a historical process, however, not on the scale of macroevolutionary processes but in microevolutionary events. An attempt has been made by the author to show the perspectives of studying evolution as a process in geological time on the basis of the "mesobiological" (intermediate between the neo- and paleobiological) approach. It consists in the study of subfossil (Pleistocene and Holocene) populations of the species survived.

The results of the mesobiological investigations have proved that stasis is a highly dynamical state of a species population which structure is continuously reorganized. In both macroevolutionary models, as in the punctuated as well as in the gradualistic one the extent and the role of intraspecific dynamics are underestimated.

The problem of the modes of the formation of new species evidently cannot be postulated in alternative forms: either geographical or quantum speciation or phyletic transformation. Different modes of speciation represent a continuum. Their distinctive characters when regarded singularly coincide. Besides the modes discussed there may occur different transitional (intermediate) ones.

According to the punctuated model the process of speciation proceeds by a saltation, i.e. a rapid extensive genetic change in a small subpopulation. That is why this model is usually associated with the quantum conception of evolutionary process. There are no grounds for interpreting speciation as an "explosive" jump and opposing it to gradual intraspecific changes.

While paleontologists using the geological time scale detect almost instantaneous drastic steps, some other time scale enables one to disclose the very complicated dynamics of evolutionary process, and the quanta observed, as a matter of fact, may turn out to be quasisquanta.

The importance of the conceptions of punctuated modes

consists in emphasizing of the necessity for a more differentiated in comparison with that usually adopted in paleontology interpretation of the structure of evolutionary process and its tempos. This model should not be regarded as a denial of the standpoints of the synthetic theory in respect of the dynamics of evolution. There are no principal difficulties in explaining it on the basis of Darwinian conception of the mechanisms of evolution.

О ПРОБЛЕМЕ ОГРАНИЧЕНИЙ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

А. Палумаа

Хотя в современном эволюционизме пока отсутствует целостная концепция об ограничениях эволюционного процесса, учитывающая специфику всех основных уровней организации биосферы, бесспорно то, что процесс эволюции по определенным направлениям "запрещен", что действуют механизмы, управляющие преобразованием структур и придающие эволюции в целом векторизованный характер.

Из эмпирически установленного факта ограниченности процесса эволюции исходили многие авторы прошлого, предложившие этому явлению весьма разнообразные объяснения. Такие исследователи, как Т. Эймер, Э. Коп, К. Бэр, Л.С. Берг, А.А. Любищев и др., не раз обращали внимание на важный аспект направленности органической эволюции, состоящий в том, что дальнейшая эволюция данного таксона зависит от результатов предыдущей эволюции. Все они подчеркивали важнейшую и решительную роль внутренних конституциональных факторов в определении направлений эволюционного процесса.

В современном дарвинизме, т.е. в синтетической теории эволюции, только в последние десятилетия осознали значимость и стали разрабатывать проблему ограничений исторического развития органического мира. Подчеркивают, что изучение эволюционных "запретов", механизмов их появления и исчезновения в ходе эволюции позволяет пролить свет на причины "канализованности" развития и на проблему направленности эволюции

в целом /4, с. 35; 16, с. 43-44; 35, с. 74; 8, с. 259-314/.

Характерно то, что при рассмотрении проблемы эволюционных ограничений обычно имеются в виду ограничения на организменном (онтогенетическом) уровне /23, с. 481; 37, с. 199; 34, с. 276/. Встречаются также некоторые работы, в которых данная проблема рассмотрена на ином уровне интеграции, чаще всего на молекулярном /10; 11; 21; 20; 42/.

Содержание понятия "ограничение" может иметь весьма различные значения. Интуитивно под ним понимаются необходимые, но недостаточные условия детерминированности эволюции. Ограничения трактуются, прежде всего, как детерминирующие факторы процесса эволюции /34, с. 278/, которые, естественно, существуют не где-то вне биологических систем, а возникают и преобразуются сами в зависимости от эволюции этих систем.

Сущность эволюционных ограничений состоит в том, что дальнейшая трансформация любой системы может происходить только на базе имеющейся структуры. Следовательно, структура системы не только является результатом ее предшествующей эволюции, но и оказывается ограничителем ее возможностей развития в дальнейшем. Всякое развитие содержит в себе ограничения определенных возможностей, причем прогресс создает одновременно с новыми возможностями также новые ограничения /2, с. 44/. Таким образом, действие ограничений проявляется прежде всего в "негативном" плане - в исключении определенных направлений развития, в нереализации многих логически допустимых возможностей. Узкая специализация может служить примером накопления таких ограничений, при которых эволюция практически исчерпывает свои возможности и вынуждена далее протекать только в одном или немногих направлениях.

Ограничения процесса развития можно в общем виде понимать как фактор, который обусловлен структурной определенностью любой материальной системы и который определяет диапазон возможных преобразований данной системы. Конкретная реализация каждой возможности зависит уже от дискриминирующих условий системы высшего ранга. Итак, организация системы эквивалентна ограничениям в поле возможностей дальнейшего пре-

образования самой системы /47, с. 317/. Организованные системы сами ограничивают свои возможности развития, причем "канализированность" развития системы вытекает из ограниченного числа степеней свободы изменения элементов этой системы.

Неверно было бы рассматривать эволюционные ограничения как абсолютные или метафизические сущности. Следует иметь в виду, что они исторически сложившиеся и вытекающие из законов природы необходимости, которые сами по себе ничего не создают, а только направляют ход эволюции подобно тому, как форма русла реки направляет движущуюся воду, но не обязательно должна сама быть этой движущей силой.

Регулирующие эволюцию ограничения образуют иерархическую систему, в которой, согласно диалектике части и целого, каждое ограничение нижнего уровня сохраняет свою действительность в системе высшего ранга. В данном сообщении нами анализируются некоторые аспекты действия эволюционных ограничений, прежде всего на молекулярном и организменном уровнях организации.

Молекулярные ограничения можно рассматривать как с точки зрения предбиологической (химической) эволюции, так и в аспекте молекулярного уровня организации биологических систем (организмов).

Согласно современным представлениям, возникновению жизни должна была предшествовать химическая эволюция молекул и молекулярных комплексов. В определении основных тенденций химической эволюции главную роль играли селективные взаимодействия, вытекающие из химических свойств углеродных соединений, которые ограничивали число возможных направлений химической эволюции.

На основе данных об абиогенном синтезе биологических молекул и некоторых теоретических соображений американские ученые Д. Кенъон и Г. Стейнман разработали концепцию "молекулярного предопределения" (biochemical predestination), согласно которой на всех уровнях биохимической упорядоченности, начиная со взаимодействия простых молекул и вплоть до ассоциатов сложных полимеров, проявляется отчетливо выра-

женная тенденция к возникновению на основе углеродных соединений живых систем /20; 21/. При этом важно, что структурные ограничения, вытекающие из внутренних свойств молекул, создают лишь возможности, тенденции, оставляя неопределенной их фактическую реализацию в ходе эволюции /31, с. 7/.

Оказывается, химическая эволюция происходила на основе почти единственно возможного "сценария" в соответствии с закономерностями возникновения и осложнения биомолекул /6, с. 19; 42, с. 260; 43, с. 141/. К возникновению жизни вела "магистральная линия" химической эволюции углеродных соединений, в которой, несмотря на все ограничения, сохранялись потенциальные возможности для продолжения этой эволюции.

В ходе дальнейшего осложнения протоклеточных систем перестали действовать некоторые из предыдущих ограничений, что создало одновременно новые возможности для дивергенции, однако выбор путей развития, вернее границы, в пределах которых протекало дальнейшее усовершенствование живых систем, были в большой степени предначертаны структурой этих систем /21, с. 312/. Особое значение приобрели т.н. функциональные ограничения, которые в значительной мере уменьшали число возможных изменений в составе, структуре и химических реакциях протоклеточных и клеточных систем.

Биохимическое единство жизни свидетельствует о том, что после образования несколько миллиардов лет назад основных клеточных метаболических и репродуктивных систем последние не претерпели принципиальных изменений /12, с. 359/. Такую универсальность можно констатировать уже относительно химических элементов, входящих в состав живых организмов. Несмотря на то, что Н, О, С, N, P, S - самые распространенные элементы во Вселенной, они оказались "избранными" благодаря не доступности, а особым химическим свойствам, которые сделали их самыми подходящими для функций, выполняемых ими в клетке: С, Н, N, О обеспечивают высокую стабильность органических макромолекул, S и P - передачу энергии и химических групп. Ввиду уникальных свойств перечисленных элементов есть определенные основания полагать, что не только химические элементы, но и биохимическая конституция должны быть едиными для

всех гипотетических внеземных форм жизни /40/.

Биохимическая эволюция имеет одну отчетливую особенность, состоящую в независимом, повторном возникновении в разных группах организмов в разное время идентичных молекулярных структур. Например, глаз как орган зрения возник независимо в ходе эволюции представителей весьма разных групп организмов – моллюсков, членистоногих, позвоночных. Во всех случаях в качестве зрительных пигментов были использованы одни и те же молекулярные комплексы, состоящие из белковой части (опсина) и простетической группы (витамина А), причем последние оказываются всегда в II – цис конформации /9, с. 25/. Дж. Уолд пишет /39, с. 26/, что филогенетически отдаленные друг от друга организмы, стоящие перед определенной специфической физиологической задачей, вынуждены во всех случаях воссоздавать одни и те же молекулярные структуры. Так обстоит дело и с молекулами мочевой кислоты, фосфокреатина, гемоглобина и других веществ. Эволюция многих биохимических систем проходила в разных филогенетических линиях в одинаковой последовательности. Направление этих изменений детерминировано единой биохимической структурой всей живой природы. М. Флоркен /41, с. 45/ называет данное явление "ортогенетической эволюцией биохимических систем".

Итак, единый план биохимического строения всех организмов, определенные инвариантные системы и механизмы в значительной степени ограничивают возможные изменения в клеточной организации. Несмотря на то, что мы повсеместно сталкиваемся с огромной изменчивостью и разнообразием живого, они всегда касаются деталей, а не основных принципов организации /12, с. 573/. На основе обобщения огромного числа данных о биохимической структуре организмов А.М. Голдовский заключает: "... в той степени, в какой это зависит от возможности преобразования строения веществ основных структур клеток организмов, направления эволюции при всем разнообразии не могут принимать любую форму" /10, с. 163/.

Рассмотрим далее некоторые механизмы, которые на организменном уровне лимитируют реализацию потенциальных возможностей эволюционного процесса. Среди них важное значение

принадлежит механизмам, обеспечивающим целостность организма и "канализованность" онтогенеза.

Определенные ограничения можно вывести из формального анализа генетического кода, важным свойством которого является его вырожденность или отсутствие однозначного соответствия между числом кодонов и множеством аминокислот и знаков пунктуации. Большая часть кодированных сообщений в генетическом "словаре" представлена более чем одним кодовым знаком. Благодаря этой структурной особенности генетического кода, почти четверть всех возможных одонуклеотидных замен в ДНК не приводит к изменениям аминокислотной последовательности синтезированного полипептида. Поскольку сходные по свойствам аминокислоты определяются сходными кодонами, число мутаций, ведущих к остановке трансляции (попсев-мутаций) или к изменению класса полярности аминокислот, является минимальным. Поэтому во многих случаях ($\approx 40\%$) пространственная конфигурация белковой молекулы не нарушается /5, с. 243; 32, с. 46/.

Бесспорно, следует учитывать и то обстоятельство, что разные области активной молекулы белка функционально неравноценны. Изменения в т.н. активных центрах и в других участках, которые участвуют в "узнавании", запрещены /30, с. 53/. Например, сравнение структуры молекулы лактатдегидрогеназы у представителей разных классов позвоночных показало значительную вариативность аминокислотного состава. Однако активные центры, которые состояли из 12 аминокислот, были во всех случаях идентичны /30, с. 57/.

Функциональным инвариантом генетической системы является сохранение, передача и реализация генетической информации. Такая задача предполагает наличие в клетке определенных механизмов защиты, чтобы "приглушить" вне- и внутрисистемные влияния случайного характера, которые генерируют "шум" в каналах передачи генетической информации. Относительно помехоустойчивое функционирование генетической системы достигается благодаря следующим механизмам /7, с. 177-181; 45, с. 53-62/:

I) Самое надежное средство - создание системных связей между носителями передаваемой информации. В организации ге-

нетического материала реализован тот же принцип: носители генетической информации (нуклеотиды ДНК, кодоны, гены) не комбинируются свободно; хромосомы передаются также комплектом и не комбинируются в процессе митоза.

2) Избыток информации, благодаря чему при выпадении некоторых подразделов системы функционирование последней как целого не нарушается в сколько-нибудь в значительной мере. В генотипе это реализуется в виде мультипликаций как на уровне отдельных генов, так и целых геном (полиплоидия).

3) Относительная разбросанность информативных участков на протяжении генома как важная структурная особенность генетического материала. У эукариотных организмов внутри генов находятся нетранслируемые участки (интроны), отдельные гены отделены неинформационными участками. Если определенная эпимолекула состоит из нескольких субъединиц, то гены, определяющие ее синтез, находятся обычно в разных точках генома (например, молекула гемоглобина). Различные участки хромосом имеют разное функциональное значение — относительно изменчивые гетерохроматиновые области, стабилизирующие и "амортизирующие" структуру хромосомы, чередуются с эухроматиновыми участками, которые содержат уникальные нуклеотидные последовательности. Генетический полиморфизм создает адаптивную пластичность вида, в то время как мономорфные "признаки" маркируют те инвариантные видовые свойства, системная реорганизация которых ведет к возникновению новых видов /3/.

Динамичная стабильность всех компонентов клетки зависит от оптимального функционирования генетической системы. И.И. Памльгаузен называл данное явление "цитогенетическим гомеостазисом" /46, с. 448/, который путем обеспечения структурно-функциональной целостности клетки представляет собой весьма существенный фактор ограничения изменчивости на уровне организма.

Перейдем теперь к анализу некоторых закономерностей мутационного процесса и эпигенетических ограничений.

Мутационный процесс служит "поставщиком" первичного материала для естественного отбора. Поэтому закономерности мутационного процесса имеют прямое отношение к рассматриваемой

нами проблематике. Частота и спектр мутаций регулируются специфической для вида системой генетического контроля. На потенциальные возможности мутационного процесса накладывает ограничения исторически сложившийся генотип как системное целое /33, с. 94; 24, с. 151/. Поэтому возможные типы мутаций и рекомбинаций весьма строго ограничены и видоспецифичны. И.И. Шмальгаузен /45; с. 184/ подчеркивает, что "... в мутировании нет полной свободы. Она значительно ограничена организацией наследственного кода, системой клетки и всего организма в целом. Поэтому и некоторая направленность мутирования вполне возможна". Ограниченность возможных аллельных состояний каждого гена накладывает на его изменчивость явные черты направленности /13, с. 1105/.

Поскольку большинство признаков организмов полигенно, то одинаковую фенотипическую вариацию могут вызывать независимые изменения в совершенно разных генах. Следовательно, направлена не генотипическая изменчивость, а пути и модусы ее фенотипического проявления /26, с. 14-15/.

Из данного обстоятельства вытекает наличие параллелизмов в наследственной изменчивости у представителей как близких, так и отдаленных видов, на основе которого Н.И. Вавилов сформулировал свой знаменитый закон о гомологических рядах наследственной изменчивости. Этот закон указывает на то, что наследственная изменчивость не хаотична, а определенным образом "кодирована" в исторически сложившемся генотипе каждого вида, и что границы и направления эволюции в большой степени предопределены структурой данного генотипа /22, с. 169/. Следовательно, противоречие между случайной, неопределенной изменчивостью и законом Вавилова оказывается минимальным. Фенотип является результатом гармонического взаимодействия всех генов организма /38, с. 18; 24, с. 206/. Это обстоятельство накладывает явно выраженные ограничения на его реорганизацию. Интеграция на уровне эпигенотипа, которую создают различные взаимодействия генов, служит своеобразной "буферной системой" в процессе мутагенеза. Действительно, эпигенетическая система функционирует как эффективный фильтр помех - инструкции генома фильтруются через систему эпигенетических

запретов (ограничений), определяя, таким образом, множество "допустимых" фенотипов.

С точки зрения эволюционной теории первостепенное значение имеет именно выяснение эпигенетических ограничений, поскольку без этого немислимо удовлетворительное объяснение таких закономерностей эволюционного процесса, как параллельное или полифилетическое развитие /23, с. 481/. Онтогенетические корреляции обеспечивают постоянство архетипа и ограничивают последующие преобразования онтогенеза, детерминируя, таким образом, и дальнейший филогенез данного таксона /34, с. 276/. Канализованность эволюционного процесса вытекает из единства морфогенетических механизмов внутри тех или иных таксонов, которые лимитируют возможности преобразования онтогенеза /36, с. 108/.

Определенные "запреты" на возможные пути эволюции налагают ограничения, которые вытекают непосредственно из структурно-морфологических закономерностей организмов и тем самым сужают "поле возможности" эволюционного процесса и лимитируют многообразие жизни.

Основатель эволюционной палеонтологии В.О. Ковалевский описал на примере эволюции копытных явление, в котором определенные структуры организма в ходе специализации достигли своей крайней формы, сделавшей невозможным продолжение изменений в том же направлении. В.О. Ковалевский называл такие формы "кульминативными". Приближение к так называемым "кульминативным точкам" можно особенно ясно проследивать на редуктивной олигомеризации какого-либо органа. (в качестве примера можно указать на эволюционную олигомеризацию пальцев у копытных животных).

Закон кульминирования действует и в тех случаях, когда в процессе интенсификации функций некоторые параметры организма приближаются к теоретически возможным /15, с. 145/, что налагает дополнительные ограничения на возможности эволюции. В продвинутой стадии разных биологических параметров к физическим пределам можно обнаружить большую неравномерность /29, с. 278; 9, с. 145/. Если некоторые механические, оптические и акустические параметры организмов достигли своего

"апогея", а другие подошли к этой "предельной ситуации" весьма близко, то таким величинам, как скорость распространения нервного импульса или информационная производительность нервной системы, далеко еще до своего теоретически мыслимого значения /29, с. 278/.

Конструкция организмов, аналогично техническим системам, подчиняется физическим принципам, определяющим предельные значения многих их свойств. Можно полагать, что размеры наземного позвоночного организма могут при постоянстве остальных параметров увеличиваться только до предела, который определяется механическими константами составных материалов организма /1, с. 22/. Гигантские организмы должны были решать проблему, как не обрушиться под своей тяжестью. Большие размеры предполагают большую нагрузку работы сердца, высокое давление крови и прочные кровеносные сосуды /44, с. 192/.

Минимальные размеры теплокровного организма определены особенностями теплового режима, поскольку уменьшение размеров тела возможно до определенной величины отношения между тепловой потерей (которая пропорциональна величине поверхности тела) и теплопроизводительностью (которая пропорциональна массе тела) /1, с. 26-27/.

Примером биофизического ограничения могут служить закономерности размеров насекомых, которые лимитированы скоростью процессов газообмена в их тканях. У насекомых кислород транспортируется к тканям по специальным сосудам (трахеям). Обмен газов в трахеях медленный, зависящий главным образом от скорости диффузии. Кислородом обеспечиваются только те ткани, которые не слишком далеко удалены от трахей, потому что газы могут эффективно диффундировать только на довольно маленькое расстояние /44, с. 193/.

А.В. Яблоков и А.Г. Юсуфов /48, с. 301/ рассматривают проблему ограничений главным образом с точки зрения физико-химических или структурно-механических свойств биологических систем. Кристаллографией установлено, что в природе может встречаться не более и не менее 231 возможного типа кристаллической решетки, что обусловлено физическими свойст-

нами атомов и молекул. Принципиально такая же "система запретов" должна, по мнению указанных авторов, существовать и в живой природе. А.С. Северцов /34, с. 275/ отмечает, что адаптивные возможности организмов ограничены в основном законами физики, которые делают реально возможным довольно малое число вариантов решения некоторой приспособительной задачи. Например, законы оптики обуславливают совершенно определенный тип строения глаза, что приводит к аналогии в строении таких отдаленных друг от друга по происхождению объектов, как глаз головоногого моллюска или человека и объектив фотоаппарата. Законы гидродинамики обуславливают обтекаемую форму тела у всех быстро плавающих организмов. Г.А. Заварзин /17/ придерживается точки зрения, согласно которой наличие у организмов запрещенных комбинаций признаков неизбежно приводит к тому, что складываются определенные "каналы" развития и структура развивающейся системы будет изменяться закономерно.

В биологической эволюции далеко не все мыслимые целесообразные конструкционные решения реализовались, так как оказались не жизнеспособными в процессе естественного отбора. Можно привести простой пример: биологическая эволюция не "изобрела" колеса для передвижения, которое человечество применяло уже на заре своей цивилизации /25, с. 272-273/.

На надорганизменных уровнях, по сравнению с организменным и внутриорганизменным, проблема ограничений эволюционного процесса разработана еще слабее.

В отличие от организмов, у элементов надорганизменных биосистем относительно больше степеней свободы, их функционирование более неопределенно, а развитие не так жестко детерминировано (в смысле программированности).

В самом широком смысле органическая эволюция на Земле представляет собой процесс формирования биосферы и охватывает все уровни организации живой природы. Структурными и функциональными единицами биосферы являются экосистемы, обеспечивающие через круговорот веществ и энергии ее целостность.

Отдельные популяции подчинены экосистеме в том смысле, что последняя представляет собой непосредственную среду, ко-

торая предъявляет своим подсистемам постоянно новые требования и в то же время ограничивает их потенции развития /28, с. 147/. Можно предположить, что существенную роль в детерминации филогенеза таксонов играют именно внутренние отношения сообществ /14, с. 78/.

Многообразие форм жизни, тесная зависимость видов организмов друг от друга и от абиотических факторов обусловили превращение биосферы в саморегулирующуюся систему, все в большей степени определяющую направление эволюционных преобразований отдельных видов и вместе с тем, по-видимому, все в большей мере ограничивающую их эволюционные возможности /19, с. 223/.

Постепенное усложнение структуры биосферы должно было привести также к усложнению эволюции как процесса формирования этой системы. Можно полагать, что по мере формирования и фиксации все более оптимальных в отношении условий Земли биосистем "уточнялись" механизмы эволюционных преобразований, уменьшалась доля случайных событий и увеличивалась автономность эволюции биосферы как самоорганизующейся системы. Пройденные этапы эволюции отдельных биосистем стали все больше ограничивать возможные будущие преобразования этих систем, создавая как бы "программу" дальнейшего развития /18, с. 19-20/.

На уровне биосферы вырабатывались самые оптимальные стратегии для продолжения эволюции. Биосфера сама создала условия, которые в будущем определяют тенденции ее исторического развития, являющейся в этом отношении *causa sui*.

Теоретический анализ свидетельствует о том, что ограниченность формообразования и путей развития выступает в качестве необходимой предпосылки организованности процесса эволюции и условия ее потенциальной многонаправленности, ведущей ко все большему разнообразию форм жизни.

1. Glaser, R. Teisitinähtud bioloogia. Tln., 1980. 130 lk.
2. Wiener, N. Küberneetika ja ühiskond. - "Loomingu Raamatukogu", 1969, nr. 45-47.

3. Алтухов Ю.П., Рычков Д.Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение. - "Журнал общей биологии", 1972, № 3, с. 281-300.
4. Астауров Б.Л., Гайсинович А.Е., Нейфах А.А., Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В. Биология вчера и сегодня. М., 1969.
5. Бачинский А.Г., Ратнер В.А. Оптимальность и помехоустойчивость генетических текстов. - В кн.: Вопросы математической генетики. Новосибирск, 1974, с. 242-263.
6. Бернал Д. Возникновение жизни. М., 1969. 391 с.
7. Виленчик М.М., Полянский Ю.И. О надежности функционирования биологических систем на молекулярном уровне. - В кн.: Методологические и теоретические проблемы биофизики. М., 1979, с. 177-181.
8. Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы. - "Журнал Всесоюзного Химического Общества им. Д.И. Менделеева", 1980, т. XXV, № 3, с. 295-314.
9. Георгиевский А.Б. Направленность эволюции к предельным состояниям адаптации. В сб.: *Folia Vaeriana* III. Таллин, 1976, с. 144-148.
10. Голдовский А.М. Проблема ограничений эволюционного процесса в биохимическом аспекте. - В сб.: Организация и эволюция живого. Л., 1972, с. 160-163.
11. Голдовский А.М. Проблема ограничений эволюционного процесса. - В сб.: История и теория эволюционного учения. Л., вып. 2, 1974, с. 91-95.
12. Грин Д., Голдбергер Р. Молекулярные аспекты жизни. М., 1968. 400 с.
13. Дубинин Н.П. Об основных факторах естественного мутационного процесса. - "Ботанический журнал", 1958, № 8, с. 1093-1107.
14. Жерихин В.В., Расницын А.П. Биоценотическая регуляция макроэволюционных процессов. - В сб.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 77-81.
15. Завадский К.М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973. 422 с.

16. Завадский К.М., Сутт Т.Я. К вопросу о природе ограниченного эволюционного процесса. - В сб.: История и теория эволюционного учения. Л., вып. I, 1973, с. 42-47.
17. Заварзин Г.А. Несовместимость признаков и теория биологической системы. - "Журнал общей биологии", 1969, т. XXX, № I, с. 33-40.
18. Каллак Х.И. О структуре органической эволюции. - В сб.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 17-21.
19. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М., 1974. 254 с.
20. Кенyon Д. Биохимическое предопределение (предопределенная упорядоченность и предбиологический отбор в происхождении жизни). - В сб.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975, с. 105-117.
21. Кенyon Д., Стейнман Г. Биохимическое предопределение. М., 1972. 336 с.
22. Купцов А.И. О законе гомологических рядов в наследственной изменчивости. - В сб.: История и теория эволюционного учения. Л., вып. 3, 1975, с. 169-176.
23. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 592 с.
24. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974. 460 с.
25. Малиновский А.А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации. - В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972, с. 271-277.
26. Медников Б.М. Закон гомологической изменчивости. М., 1980. 63 с.
27. Мейен С.В. Проблема направленности эволюции. - В кн.: Итоги науки и техники. Зоология позвоночных, т. 7. М., 1975, с. 66-117.
28. Мозелов А.П. К вопросу об организации движущих сил эволюции. - В сб.: Организация и эволюция живого. Л., 1972, с. 145-149.
29. Мороз П.Э. Эволюция биологических параметров к их физическим пределам. - В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 270-285.
30. Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М. 1973. 227 с.

31. Опарин А. Предисловие. - В кн.: Биохимическое предопределение. М., 1972, с. 5-7.
32. Ратнер В.А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск, 1975. 286 с.
33. Рекицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1974, 490 с.
34. Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М., 1981.
35. Сутт Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977. 139 с.
36. Татарinov Л.П. Палеонтология и теория эволюции. - В сб.: Современные проблемы эволюционной морфологии животных. М., 1981, с. 107-109.
37. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.
38. Уолдингтон К.Х. Основные биологические концепции. - В кн.: На пути к теоретической биологии, т. I, М., 1970, с. II-38.
39. Уолд Дж. Филогения и онтогения на молекулярном уровне. - Труды У Международного биохим. конгресса. М., 1962, с. 19-58.
40. Уолд Дж. Почему живое существо базируется на элементах второго и третьего периодов периодической системы? Почему фосфор и сера способны к образованию макрозргических связей? - В кн.: Горизонты биохимии. М., 1964, с. 102-113.
41. Флоркен М. Биохимическая эволюция. М., 1947. 175 с.
42. Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М., 1975. 370 с.
43. Фолсом К. Происхождение жизни. М., 1982. 157 с.
44. Холдейн Дж. В.С. О целесообразности размера. - В кн.: Фельдман Г.Э. Джон Бердон Сандерсон Холдейн. М., 1976, с. 191-195.
45. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968. 223 с.
46. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Изд. 2-е. Л., 1969. 492 с.
47. Эшби У.Р. Принципы самоорганизации. - В сб.: Принципы

- самоорганизации. М., 1966, с. 314-343.
48. Яблоков А.В., Исуфов А.Г. Эволюционное учение. М., 1982, 381 с.

THE PROBLEM OF LIMITATIONS OF EVOLUTIONARY PROCESS

A. Palumaa

The structure of evolutionary process and its directedness are to a considerable extent determined by the fundamental limitations consisting in the principle that further transformation of the biosystems can proceed on the basis of the existing structure only. Thus it follows that the organization of living systems is not only the result of evolution but also the factor that limits the number of possible directions in further evolution.

Limitations regulating evolutionary process form a hierarchical system, while limitations of a lower category are also valid in a higher system in accordance with the dialectics of the whole and the part.

In the present paper the author mainly deals with the genomic, epigenetic, structural-morphological and to some extent also with the limitations of the systems above the organismic level.

Theoretical analyses of different types of limitations have proved that they are essential factors determining the structure and potential multidirectedness of evolution that gradually leads to a greater diversity of living forms.

АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ПОДХОДЫ К ЭВОЛЮЦИОННЫМ ОТНОШЕНИЯМ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ И ИХ ПАЗАЗИТАМИ

У. Рийспере

Выяснение факторов, определяющих становление и эволюцию взаимоотношений между паразитическими организмами и высшими растениями, относится к биологическим проблемам большого теоретического и практического значения. По понятным причинам центральное место в данной проблеме занимают вопросы возникновения восприимчивости и устойчивости возделываемых растений к возбудителям инфекционных болезней. Этими вопросами интенсивно занимаются многие ученые и исследовательские группы во всем мире. Однако, несмотря на их длительные усилия, указанная проблема до сих пор не нашла должного решения, и к настоящему времени отсутствует теория, которая была бы способна дать удовлетворительное общобиологическое объяснение всему широкому варьированию и эволюции этих хозяинно-паразитных отношений. Эволюционное взаимодействие паразитов и их хозяев представляет собой также одну из интереснейших проблем среди частных теорий эволюции, от разработки которых, как подчеркивают К.М. Завадский и Э.И. Колчинский /12/, в свою очередь, зависит дальнейшее развитие общей теории эволюции. Примером общобиологического интереса к данной проблеме служит и такой факт, что в известной монографии Т. Добжанского "Генетика эволюционного процесса" /39/ коэволюция хозяина и паразита (со значительным акцентом на эволюционное взаимодействие между растениями и их паразитами) по-

священ специальный параграф /с. 215-217/.

С 1977 г. нами неоднократно /24,25,51/ обращалось внимание на продолжавшуюся кризисную ситуацию в теоретических и эмпирических поисках в области паразитоустойчивости растений, а также на то, что одной из главных причин ее является господствование исходных концепций, неадекватно отражающих экологические и эволюционные взаимодействия между растениями и их паразитами. Речь идет о теории сопряженной эволюции (коэволюции) растения-хозяина и паразита (в нижеследующем будет обозначена условным сокращением ТСЭ), которая занимает в господствующих теоретических построениях, выдвинутых для объяснения причин паразитоустойчивости растений, наивысшее иерархическое положение. Огромный фактический материал, накопленный в результате длительных усилий, и обнаруженные закономерности не подтверждают наличия у растений специфических механизмов активной защиты от отдельных рас паразитов, предсказуемых данной теоретической системой. Попытки преодоления такого противоречия все новыми объяснениями класса *ad hoc* служат дополнительным признаком ее кризиса.

Рассматривая роль ТСЭ в свете концепций развития науки Т. Куна /16/ и оперируя соответствующей терминологией, можно сказать, что благодаря выдвижению и укоренению данной теории учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (фитоиммунология) приобрело статус науки, обладающей собственной парадигмой, которая принята практически всем соответствующим мировым научным сообществом. В достигнутой стадии "нормальной науки" все исследования в этой области (в т.ч. изучение физиолого-биохимических, молекулярных и генетических механизмов взаимодействия растения и паразита) опираются непосредственно или опосредствованно на ТСЭ. Такое наивысшее положение в структуре господствующей парадигмы обеспечивает указанной концепции высокую степень неприкосновенности, так как подвергнуть сомнению ее правдоподобность означало бы признание кризиса всей теоретической системы, что неизбежно повлекло бы за собой необходимость переосмысления значительной части накопленного фактического материала.

и обнаруженных эмпирических закономерностей, не говоря уже о кардинальном изменении направлений дальнейших экспериментальных исследований. Как показано Т. Куном, пересмотр общепринятой парадигмы процесс очень болезненный, могущий осуществляться только при появлении новой конкурирующей теории парадигмального значения. Сказанное полностью действительно и в отношении пересмотра парадигмы фитопаразитологии и его эволюционной концепции.

В целях нахождения путей выхода из кризисной ситуации при изучении факторов и механизмов паразитоустойчивости растений ниже делается попытка дать критический анализ сущности и обоснованности ТСЭ и показать возможность альтернативного объяснения эволюционных отношений между растениями и их паразитами. При этом важно подчеркнуть, что ТСЭ, а соответственно и наш анализ, касаются прежде всего микроразвития эволюционных процессов. Общепринятая модель надвидовой эволюции фитопаразитизма рассматривает становление и историческое развитие взаимоотношений между растениями и гетеротрофными организмами не как коэволюцию, а как постепенную адаптивную эволюцию гетеротрофов от сапрофитизма в направлении облигатного паразитизма (биотрофности), сопровождаемой дивергенцией и специализацией к обитанию и питанию на определенных таксонах растений без специфического обратного влияния на эволюцию хозяев.

ТСЭ и связанные с ней представления

В основе ТСЭ, несомненно, лежат классические работы Н.И. Вавилова. Его теория о первичных и вторичных центрах происхождения культурных растений и обнаружение в них форм растений, устойчивых к возбудителям различных инфекционных болезней, а также успешный практический опыт их использования в качестве доноров в селекции устойчивых сортов, обусловили потребность в эволюционном объяснении феномена устойчивости. Н.И. Вавилов, будучи также крупным авторитетом в области устойчивости растений к инфекционным заболеваниям, объясняет возникновение устойчивых ("иммунных") форм растений через селективное давление соответствующих возбу-

телей. В своей обобщающей работе "Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм)" /3/, написанной более 40 лет тому назад, он утверждает, что "иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора только в тех условиях, которые содействуют инфекции, и как правило, выявляется только там, где имеется в наличии тот или другой паразит, в отношении которого отбор вырабатывает иммунитет" /с. 428-429/ и что восприимчивые виды и сорта "концентрируются преимущественно там, где действие естественного отбора не имело своего применения и где фактор иммунитета биологически не имел значения" /с. 431/.

Указанные положения Н.И. Вавилова нашли дальнейшее развитие со стороны П.М. Жуковского, который и назвал доработанную им систему взглядов "теорией сопряженной эволюции растения-хозяина и паразита" /10/. Основным постулатом данной теории является положение об определяющем значении взаимного селективного действия паразита и хозяина в эволюционном развитии их взаимоотношений: "Хозяин и паразит на их совместной родине связаны между собой как взаимные селективные факторы в эволюции. Каждая из новых, более вирулентных рас паразита обязательно исключает большинство восприимчивых особей в местной популяции хозяев. Сохранившиеся особи должны нести в себе генотипы, отличающиеся от генотипов всей массы популяции. Таким путем выжившие особи сохраняют на долгие годы генотипический иммунитет" /II, с. 120/. ... "Сопряженная эволюция хозяина и паразита доставляет огромный материал для естественного и искусственного отбора. Результатом сопряженной эволюции является выживание и сохранность в естественной обстановке устойчивых форм хозяина несмотря на то, что паразит образует новые, нередко более вирулентные расы и биотипы" /с. 122/.

ТСЭ построена согласно общей модели адаптивной эволюции живых существ к постоянно или регулярно действующим факторам отбора в соответствующих экологических нишах. При этом представляется, что паразиты и их хозяева являются равносильными антагонистами, и между ними происходит постоянная взаимная

элиминация, в итоге чего накапливаются и фиксируются специфические адаптации в отношении друг друга в популяциях обоих ассоциирующих "партнеров". Это должно происходить примерно следующим образом. Под постоянным и сильным давлением отбора со стороны паразита из популяции его растения-хозяина элиминируются более восприимчивые особи и, за счет естественного резерва изменчивости, происходит отбор и размножение устойчивых особей растений, обладающих специфическими генетически контролируемыми механизмами активного противодействия данному паразиту (моно- или олигогенная устойчивость). А после того, как эти устойчивые генотипы растений достигают высокой частоты встречаемости, они в свою очередь начинают действовать на популяцию паразита в качестве сильного направленного селективного фактора. В результате из популяции паразита в свою очередь элиминируются генотипы, не способные преодолевать защитные реакции устойчивых растений, а из резерва изменчивости и новых мутантов паразита отбираются вирулентные генотипы, способные преодолеть соответствующие защитные механизмы. После должного размножения вирулентная раса паразита начинает вновь оказывать селективное действие на популяцию растения-хозяина, и так до тех пор, пока рассматриваемый процесс не приведет опять к отбору новых форм растений, обладающих специфической устойчивостью уже к этой расе паразита, и т.п. После каждого такого цикла генотип растения-хозяина обогащается новым геном устойчивости и генотип паразита - новым геном вирулентности.

При этом необходимо подчеркнуть, что становление и развитие теоретических построений о микроэволюции хозяинно-паразитных отношений тесно связаны с представлениями о природе паразитоустойчивости. Становление ТСЭ в значительной мере обязано укоренению предположений о возможности выработки у растений специфических защитных механизмов, возникших, в свою очередь, под влиянием более ранних идей медицинской иммунологии. Между этими представлениями существует определенный круг в доказательстве, в котором исторически более ранние представления, предопределяя пространство логических возможностей для дальнейших теоретических построений, вызы-

вали зарождение объяснений, лежащих в основе ТСЭ. А последняя, в свою очередь, в порядке обратной связи стимулирует дальнейшее развитие представлений, содействовавших ее зарождению, а также соответствующие экспериментально-аналитические поиски в направлении обнаружения конкретных факторов и механизмов специфической активной защиты в растительных организмах. Такая взаимозависимость ТСЭ и других теоретических построений вполне закономерна, так как общей предпосылкой к созданию частных теорий эволюции служит синтез результатов исследований на разных уровнях организации соответствующих биологических объектов, что показано также К.М. Завадским и Э.И. Колчинским /12/.

Критический анализ ТСЭ

При построении частных теорий эволюции обязательно следует учитывать, что "на всех уровнях организации биологических систем существуют ограничения, являющиеся результатом предыдущей эволюции и лимитирующие возможные направления будущей эволюции" /28, с. 85/. Однако в ТСЭ в должной мере не соблюдены филогенетически закрепленные структурно-функциональные особенности растительного организма, которые налагают "запреты" на свободу построения моделей систем защиты. Против сказанного в наибольшей степени ошибаются в теоретических построениях, признающих (или не отрицающих) возможность выработки у высших растений, в результате их сопряженной эволюции с возбудителями инфекционных заболеваний, систем иммунного ответа, предполагая существование аналогии между растениями и теплокровными животными. Несмотря на то, что подобные представления были аргументированно опровергнуты уже более полувека тому назад /37/ до настоящего времени появляются работы, написанные с таких позиций. С поразительной последовательностью пытаются показать возможность индуцирования у растений антителоподобных веществ, хотя материал сравнительной иммунологии /17/ не дает для этого никаких оснований. Сюда относится также представление об антипаразитарных функциях некоторых продуктов вторичного обмена высших растений, прежде всего веществ фенольной природы и видоспеци-

фических "фитоалексинов". При этом усилия, направленные в течение последних сорока лет на эмпирическое подтверждение данного представления, не принесли успеха, а огромный фактический материал, накопленный по сравнительному изучению постинфекционных сдвигов в содержании предполагаемых специфических агентов активной защиты в тканях устойчивых и восприимчивых растений, вопреки ожиданию, содействует опровержению исходной концепции. В целях "теоретического спасения" специфической антипаразитной защитной роли вторичных метаболитов и господствующей парадигмы в целом в последнее время стали выдвигаться модели, в которых на специфическое действие самих веществ вторичного происхождения уже не опираются, а эволюционная выработанная специфичность присваивается системам узнавания и индукции, которые при встрече соответствующих партнеров включают в действие синтез вышеуказанных антипаразитных вторичных метаболитов. С точки зрения эволюционного объяснения паразитоустойчивости растений такая модификация не имеет принципиальных преимуществ перед первоначальными вариантами. Следует отметить, что в литературе последних лет стали появляться критические замечания, в которых подвергается серьезному сомнению защитная функция веществ вторичного происхождения высших растений вообще /23,26/. При этом указанные замечания аналогичные возражениям, высказанным в отношении приспособительного значения антибиотиков, продуктов вторичного обмена разных групп низших организмов /см. 8,13/.

Сказанное приложимо и к предполагаемому специфическому антипаразитному значению увеличения активности окислительных ферментов и интенсивности дыхания в инфицированных тканях устойчивых растений, не говоря уже о присвоении такой роли отмиранию клеток, принятому называть некротической или сверхчувствительной реакцией. Такая трактовка постинвазионных альтераций в растительных тканях противоречит истинам общей цитологии. Эти явления полностью объяснимы в свете известной белковой или денатурационной теории клеточного повреждения, выдвинутой и обоснованной Д.Н. Насоновым и В.Я. Александровым /1,20,21/ и всесторонне разработанной представителями

ленинградской цитофизиологической школы Д.Н. Насонова. Исходя из позиций указанной общебиологической теории бесспорно, что вызываемые паразитическими организмами постинвазионное повышение активности окислительных ферментов и интенсивности дыхания в тканях растений представляет собой генерализованный результат неспецифической вторичной реакции клеток в ответ на действие любых физических, химических или биогенных агентов надпороговой интенсивности. Первопричиной названных паранекротических физиологических альтераций является дестабилизация белковых структур, включающая в действие общие механизмы обеспечения внутриклеточного гомеостаза за счет энергии, освобождаемой дыхательными процессами. Биогенное умирание клеток и последующие некротические процессы нельзя вообще считать реакцией, это – неадаптивное следствие действия повреждающих агентов неадекватной интенсивности и продолжительности.

Отрицая специфическую антипаразитную роль постинвазионных альтераций в растениях, мы считаем необходимым подчеркнуть, что современная биология не дает никаких оснований для предположений о наличии у растений также других специфических реакционных систем элиминации внедряющихся паразитов. Ни в коем случае нельзя такую роль приписывать способности к репаративной регенерации, которой растительный организм обладает на субклеточном, клеточном и надклеточном (тканевом и органном) уровнях организации и функцией которой является восстановление структурного и функционального гомеостаза, нарушенного повреждающими или стрессовыми агентами. По терминологии И.И. Шмальгаузена /33/, здесь мы имеем дело с "реакционными механизмами общего значения", которые аккумулярованы растениями в ходе прогрессивной эволюции.

При анализе ТСЭ невозможно обойтись без сравнения значения растений и их паразитов в качестве частных факторов эволюции относительно друг друга, прежде всего в качестве "кондициональных внешних факторов эволюции" /12/. В указанной работе вполне обоснованно ссылаются на трудности при выяснении относительного эволюционного значения различных селективных факторов. В этой связи в контексте ТСЭ требует

критического рассмотрения представление о равноценности растений и их паразитов в качестве факторов отбора, которые позволяют изображать микроэволюционное взаимодействие между их популяциями как "игру в чехарду" (по образному выражению К. Фегри и Д. ван дер Пейля /29, с. 34/), сопровождаемому накоплением специфических генотипических адаптаций (соответственно генов устойчивости и генов вирулентности). С таким представлением трудно согласиться. Для всех живых существ, независимо от их филогенетического положения, важнейшей предпосылкой реализации генетической программы, а в связи с этим и важнейшим фактором отбора, являются условия, от которых зависят их основной обмен и биосинтетические процессы. Неравноценность растений и их паразитов относительно друг друга как факторов отбора связана с тем, что растения являются для их паразитов единственным источником вещества и энергии и поэтому также самым важным фактором адаптации, который направляет их макро- и микроэволюцию. Сказанное подтверждается далекоидущей конвергентностью пищеварительных ферментов у таких таксономически далекостоящих друг от друга групп организмов, как фитопаразитические бактерии, грибы и нематоды /41/, вызванной адаптацией к питанию на сходном живом субстрате. Разумеется, этим не отрицается эволюционная роль паразитоценозов в целом в аккумуляции и совершенствовании "реакционных механизмов общего значения" /33/, отвечающих за восстановление нарушенного гомеостаза растительного организма на разных уровнях его организации.

В ТСД не учтено, что растения и их паразиты сильно различаются также по тем важным свойствам, которые Шмальгаузен /32/ объединяет широким термином "темп жизни". В связи с большой плодовитостью и быстрой сменой поколений паразиты характеризуются несравнимо более высоким, чем их растения-хозяева, темпом жизни. Уже по одной этой причине популяции растений в природных биогеоценозах не могут "отбежать" от их паразитов и выработать невосприимчивость (устойчивость) к ним. Согласно самому П.М. Жуковскому /9/: "Дикие сородичи культурных растений обычно не обладают абсолютным иммунитетом на родине паразита; это можно считать закономерностью.

Они обладают так называемой "полевой устойчивостью" (field resistant, Feldresistenz), или толерантность". А использование термина "полевая устойчивость" означает в действительности, что мы имеем дело с восприимчивыми растениями, в известной мере менее пригодными в качестве хозяина для данного паразита, чем другие разновидности.

При развитии ТСЭ не соблюдены в должной мере различия в хозяинно-паразитных отношениях в природных и антропогенных фитоценозах. Данным обстоятельством вызвано крайне селекционистское объяснение существования в центрах происхождения культурных растений разновидностей, обладающих специфической (моно- или олигогенной) устойчивостью к отдельным расам паразитов. Согласно ТСЭ, это является результатом перманентного сильного селективного давления соответствующих рас паразитов. Однако, такое положение противоречит подчеркнутому многими авторами закономерному отсутствию в природных фитоценозах серьезных повреждений растений со стороны видов возбудителей /2,19,38/, которые в агрофитоценозах причиняют культурным растениям опустошительный вред. Поэтому более обоснованным представляется объяснение наличия паразитоустойчивых форм у диких сородичей культурных растений в первичных и вторичных очагах происхождения их общей внутривидовой гетерогенностью, причины которой изложены в сжатой форме в недавней работе Д.Д. Брежнева /2, с. 20/: "Обозначенные Н.И. Вавиловым "центры происхождения культурных растений" обычно являются центрами наибольшего разнообразия аллелей генов для данного вида. Это может быть обусловлено рядом факторов. Так, горные зоны представляют собой места с наибольшим разнообразием экологических условий, в которых к тому же повышена активность естественных мутагенных факторов внешней среды (резкие колебания температуры, повышенный фон естественной радиации и нередко естественной радиоактивности Земли). То есть в этих местах создаются специфические условия, способствующие возникновению мутаций. Поэтому эти географические зоны являются центрами повышенной мутабельности. Кроме того, наличие разнообразных и изолированных экологических ниш способствует сохранению мутаций. В резуль-

тате эти зоны оказываются центрами генетической и экологической изоляции форм. Таким образом, горные зоны являются генетическими очагами формообразования".

Перечисленные кондициональные условия эволюции в ген-центрах и вызванные ими большая гетерогенность и полиморфность растений обуславливают аналогичное внутривидовое разнообразие их паразитов и исключают возможность возникновения рас, в равной мере приспособленных ко всем разновидностям хозяина. Такое обобщенное генотипическое и модификационное разнообразие является тем основным фактором, который обеспечивает равновесие между популяциями паразитов и их хозяев. По данной причине невозможно согласиться также с положением выведенным на основе ТСЗ /40,49/, что хозяинно-паразитное равновесие ("гармония") в природных экосистемах представляет собой результат реципрокного накопления большого числа специфических генов устойчивости у растения-хозяина и генов вирулентности у паразита, с чем к настоящему времени возможности обоих партнеров взять верх в борьбе исчерпаны и они должны удовлетворяться мирным сосуществованием.

Определенную роль в поддержании патогенности на умеренном уровне, несомненно, играет и общая принужденная "эволюционная стратегия" паразитов, связанная с элиминацией наиболее патогенных форм, вызывающих уничтожение своего живого субстрата (клеток, тканей, органов) до завершения собственной репродуктивной фазы.

Совсем другие условия, а соответственно и хозяинно-паразитные отношения господствуют в культурных фитоценозах, особенно в регионах интенсивного земледелия. В результате выращивания на больших площадях однородных по генетической основе селекционных сортов здесь беспрепятственно размножаются расы паразитов, максимально приспособленные к узкому фенотипу растения-хозяина. В результате здесь отмечаются частые эпифитотийные поражения культур, которых селекционеры попытаются избежать созданием новых сортов, невосприимчивых к распространенным расам возбудителей. В зависимости от степени специализации и "темпа жизни" паразитов, результаты этих усилий могут быть как успешными, так и малопродуктивными.

ми.

При объяснении феномена расоспецифической паразитоустойчивости растений в генцентрах с позиций ТСЭ в должной мере не учитывается, что фактологической основой здесь служат прежде всего, данные селекционеров о проявлении устойчивости к расам паразитов, распространившихся в агрофитоценозах, а не к расам из их исторических коэпицентров. Таким подходом, однако, игнорируется возможность мутагенного возникновения совсем новых форм фитопаразитов в изолированных от генцентров районах интенсивного земледелия, в которых распространению и преобладанию наиболее приспособленных из них содействуют выращивание однородных по генетической основе сортов на обширных площадях и интенсивный стабилизирующий отбор. Э. Лешик /46/ справедливо обращает внимание на то, что еще очень мало известно об эволюции фитопатогенных организмов, что генцентры культурных растений слабо изучены в отношении фитопатогенов и почти неизвестно, какие расы атакуют там растения. По его мнению, преждевременно судить об условиях, отвечающих за формирование наследственной устойчивости растений в генцентрах.

В качестве генетической модели ТСЭ выдвинута гипотеза "ген на ген" Х. Флора /30,42,50/, которая построена на основе синтеза принципов ТСЭ с вышеуказанными представлениями о существовании у растений специфических коэволюционно выработанных и генетически контролируемых защитных механизмов. Соответственно этому гипотеза "ген на ген" предполагает наличие у растений и их паразитов определенного конечного числа реципрочно действующих генов (аллелей) устойчивости и вирулентности, охваченных ими в эволюционном взаимодействии. Исходя из позиций защищаемого нами трофологического подхода, гипотеза "ген на ген" не обоснованна, так как роль "гена устойчивости" может занимать любая аллель (мутация) в тех локусах растений, которые контролируют синтез определенного незаменимого для данной расы паразита соединения, если эта раса паразита в своем адаптациогенезе не приспособлена к продукту данного аллеля. В зависимости от этого следует считать необоснованными также попытки построения

специальной "межорганизменной генетики" /48/ на основе гипотезы "ген на ген".

Есть основание утверждать, что при зарождении и укоренении идей, лежащих в основе ТСЭ, немаловажная роль сыграла и продолжает играть психологическая предрасположенность соответствующего научного сообщества к переувеличению возможностей биохимического анализа в изучении факторов паразитоустойчивости растений. В связи с этим до последнего времени основные усилия прилагаются к аналитическому изысканию конкретных биохимических факторов устойчивости за счет крайне слабого внимания к общебиологической разработке проблемы. В результате происходит постоянная прагматическая "адаптация" теоретических представлений к возможностям доступных аналитических и экспериментальных методов и возникают несогласия с общебиологическими истинами.

В итоге критического анализа ТСЭ и связанных с ней представлений можно прийти к заключению о необходимости и возможности создания альтернативной теоретической системы, более адекватно отражающей эволюционные отношения между высшими растениями и их паразитами, которая не противоречит эволюционным возможностям растительных и паразитических организмов, соблюдает принципиальные различия между эволюционным значением паразита для хозяина и хозяина для паразита, различия в темпах жизни у паразитов и их хозяев, а также экологические и популяционно-генетические закономерности хозяинно-паразитных отношений в природных геобиоценозах. Ниже представляем в сжатом виде основные положения и соображения, должны составлять основу такой теории.

Альтернативный подход к эволюционным отношениям между растениями и их паразитами

В вышеуказанных статьях, посвященных проблеме создания общей теории паразитоустойчивости растений, мы уже указывали на возможность альтернативного объяснения эволюционных отношений между растениями и их паразитами и, в порядке первого приближения, обосновали представление об их несимметрическом характере. Выдвинутая точка зрения приобретает до-

полнительные опорные пункты в результате вышеприведенного критического анализа ТСЭ и позволяет наметить вместо нее более адекватное объяснение в виде концепции следующей за хозяином эволюции (адаптациогенеза) фитопаразитов.

Исходным пунктом для такого подхода служит экологическая концепция паразитизма, прежде всего взгляды Е.Н. Павловского и В.А. Догеля – основателей соответствующего направления паразитологии в нашей стране. Несмотря на то, что их положения основываются на зоопаразитологическом материале, в котором круг паразитов, по известной традиции, ограничен только простейшими, червями и членистоногими (из поля зрения выведены грибы, бактерии и вирусы), они имеют общebiологическое значение. Выдвинутый Е.Н. Павловским /22/ постулат "организм как среда обитания паразита", обоснование им понятия предрасположенности хозяина в причинном объяснении хозяино-паразитных отношений, доказание значения конституциональных особенностей организмов в определении их предрасположенности к становлению хозяином для определенных паразитов, а также допускание случайной предрасположенности организмов в качестве хозяина для паразитов, с которыми они "едва ли имели какие-либо встречи в процессе своего филогенеза", приложимы и к объяснению процесса становления растений хозяевами своих паразитов. То же самое относится и к выводу В.А. Догеля /7/, что "хозяин есть не один из компонентов сожительства двух животных организмов, паразита и хозяина, – а та среда, в которой живет и к которой приспосабливается паразит". Экологическая концепция играет важную роль в паразитологии, так как позволяет приложить к изучению хозяино-паразитных отношений принципы, (прежде всего принцип минимума Ю. Либиха) и методические подходы, используемые при изучении отношений между свободноживущими организмами и средой.

В фитопаразитологии, которая развивалась изолированно от общей (зоо-)паразитологии, экологический подход приобрел конкретное содержание в трофологическом подходе к объяснению факторов и механизмов, от которых зависит становление растений хозяевами паразитов и дальнейшее развитие их отношений. Данный подход обоснован американскими исследователями

Р. Льюисом /47/ и Э. Гарбером /43,44/, а содержание, которое может стать первоосновой общей теории паразитоустойчивости растений, он приобрел в работах советского генетика В.П. Эфроимсона /34,35/ в виде "теории неполной среды". Указанная теория построена путем синтеза информации о закономерностях наследования расоспецифической устойчивости у растений (расщепление по элементарной менделевской схеме) с моделью "один ген-один белок (фермент)", постулирует элементарно-биохимический характер фактора устойчивости и предполагает, что пригодность растения в качестве хозяина для специализированных паразитов зависит от того, в какой мере оно удовлетворяет их потребности в незаменимых пищевых компонентах. Неполноценность клеток и тканей хозяина как питательного субстрата, сообщая ему устойчивость к определенному паразиту, может возникать в результате одноступенчатого мутационного изменения структуры определенной макромолекулы, входящей в состав его минимальной среды, что делает ее недоступной для соответствующего фермента паразита. В качестве эмпирического подтверждения В.П. Эфроимсон приводит данные о частом появлении расоспецифически устойчивых форм растений в результате искусственного мутагенеза, что уже нашло широкое применение в селекции болезнеустойчивых сортов.

Принципиально новая трактовка природы паразитоустойчивости растений В.П. Эфроимсоном является несомненно одним из крупнейших достижений на пути к адекватному объяснению причин паразитоустойчивости растений и создает необходимые исходные позиции для выдвижения общебиологически обоснованной эволюционной концепции. Следует только сожалеть, что до сих пор его работы не оценены по заслугам, что связано с господствованием вышеуказанных альтернативных парадигмальных концепций. Весьма точно иллюстрирует общераспространенное отношение к трофологическому подходу следующая цитата из работы К. Кеннеди /15, с. 63-64/: "... в общем пищевые потребности большинства паразитов нам неизвестны, и трудно сказать в какой мере специфичность обусловлена невозможностью удовлетворить эти потребности. Быть может, они играют

важную роль, однако при современном уровне наших знаний их приходится рассматривать как один из компонентов, из которых складывается непригодность данного хозяина для данного паразита".

Естественно, возникает вопрос о перспективах экспериментального установления конкретных нутритивных факторов, от которых зависит возможность становления форм и разновидностей данного растения хозяином определенных видов, рас и форм паразитов. Есть основание полагать, что это дело не ближайшего будущего, несмотря на то, что в принципе оно должно решаться аналогично экспериментальному изучению адаптации свободноживущих микроорганизмов к трофическим факторам /см.

14/. На пути к использованию указанных принципов для выяснения конкретных нутритивных факторов адаптивной микроэволюции облигатных фитопаразитов необходимо преодолеть огромные методические и технические трудности. Прежде всего должны быть решены крайне сложные проблемы хеостатного культивирования облигатных фитопаразитов на химически дефинируемых искусственных средах. А сделаны на этом трудном пути пока лишь самые первые шаги /см. 52/. При этом адекватное понимание эволюционных отношений между растениями и их паразитами должно содействовать определению стратегических направлений соответствующих усилий и избеганию бесплодного искомания предполагаемых коэволюционно выработанных специфических защитных механизмов у растений.

Как уже отмечалось, нахождение расоспецифически паразитоустойчивых форм и разновидностей растений в их природных местообитаниях объясняется не специфическим селективным давлением соответствующих рас паразитов, а большой индивидуальной и популяционной гетерогенностью. Обусловлено это, с одной стороны, природными условиями (как видно из вышеприведенной цитаты Д.Д. Брежнева), а, с другой – общими популяционно-генетическими механизмами, в которых определяющую роль играют мутагенез, естественный отбор и изоляция. В связи с тем, что "в процессе естественного отбора происходит элиминация одних особей и переживание других не по отдельным признакам, а по максимальной приспособленности (адаптации)

всего организма в целом" (целых онтогенезов) /33, с. 176/, естественный отбор как интегрирующий фактор содействует накоплению нейтральных и близких к нейтральным (прежде всего рецессивных) мутаций, как показал уже С.С. Четвериков /31/. Подтверждается это современными данными о высоком внутривидовом полиморфизме (полиаллельности) белков у высших растений, обнаруженном благодаря широкому применению методов электрофореза /6,36/. Разумеется, что большая изменчивость хозяина как среды первого порядка для паразитов (по Е.Н. Павловскому) содействует выработке в природных биогеноценозах не форм паразитов, приспособленных только к отдельным геновариациям растений, а форм с более широкой нормой реакции к составу "питательной среды". В то же время они могут различаться между собой количественно (полигенно) по вирулентности к отдельным геновариациям хозяина, которые, пользуясь фитоиммунологической терминологией /4/, соответственно различаются по "горизонтальной устойчивости". Максимально специализированные расы паразитов могут возникать только в агрофитоценозах под давлением генетически и фенотипически однородных популяций растения-хозяина. Отсюда следует, что отмечаемое в природных условиях "равновесие" между популяциями паразита и хозяина, выражающееся в отсутствии массового размножения паразитов и сильных повреждений, в значительной степени связано с отсутствием условий для их крайней специализации (максимальной адаптации). Качественно разные специализированные расы паразитов могут возникать в малых изолированных фитопопуляциях, в которых формированию генетического состава популяции содействует генетический дрейф. Такие обособленные популяции растений могут быть также главными источниками олигогенной устойчивости растений к расам паразита, приспособленным к растениям другого генотипа, в т.ч. к расам, преобладающим в районах интенсивного земледелия. Как показывает селекционная практика, описанный огромный фонд изменчивости растений содержит генные аллели, которые, пойманные искусственным отбором и введенные методами гибридизации в геномы соответствующих культиваров, могут сообщить последним устойчивость к популяциям паразита,

распространенным в соответствующих сельскохозяйственных регионах. Их защитная роль действует до тех пор, пока не возникнут и не распространятся новые для этих регионов формы паразитов, приспособленные к соответствующей "неполной среде".

Подводя итоги изложенному, мы считаем своим долгом обратить внимание на работы выдающегося фитопатолога-эволюциониста В.Ф. Купревича /18/, взгляды и экспериментальные искания которого были уже более сорока лет тому назад проникнуты трофологическим подходом и соответствующими воззрениями на эволюционные отношения между растениями и их паразитами. Серьезную поддержку своего подхода мы находим также во взглядах некоторых авторов, рассматривающих причины гостальной специализации насекомых-фитофагов и их эволюционные отношения с кормовыми растениями. Так, Н.А. Вилкова /5/ объясняет гостальную специализацию фитофагов и конституциональную устойчивость растений к ним с последовательных трофологических позиций, присваивая пищеварительным ферментам роль первопричины в адаптации фитофагов к определенным растениям. Такая же точка зрения преобладает в недавней обобщающей статье Г.В. Самохваловой /27/. Т. Ерма /45/ приводит ряд прямых аргументов против трактовки эволюционного взаимодействия между насекомыми-фитофагами и их кормовыми растениями в качестве коэволюции. Он показывает, что в эволюционном плане речь может идти только о следующей за хозяином эволюции (sequential evolution) фитофагов, без специфического обратного влияния на эволюцию их кормовых растений.

1. Браун А.Д. Теории клеточного повреждения. - В кн.: Руководство по цитологии. Том II. М.-Л., 1966, с. 161-172.
2. Брежнев Д.Д. Национальный генофонд растений СССР для селекции. - В кн.: Общая генетика. Том 5 (Итоги науки и техники, ВИНТИ АН СССР). М., 1978, с. 5-87.
3. Вавилов Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (Ключи к нахождению иммунных форм). - В кн.: Избранные произведения в двух томах, II. Л., 1967, с. 362-434.
4. Ван дер Планк Я.Е. Болезни растений (эпифитотии и борьба

- с ними). Перев. с англ. М., 1966. 360 с.
5. Вилкова Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов. - В кн.: Докл. на 31-м ежегодн. чтении памяти Н.А. Холодковского, 1978. Л., 1979, с. 68-103.
 6. Войлоков А.В. Влияние отбора на генетическую структуру популяций растений. - В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 90-100.
 7. Догель В.А. Общая паразитология. Л., 1962. 464 с.
 8. Егоров Н.С. Основы учения об антибиотиках. М., 1979. 456 с.
 9. Жуковский П.М. Взаимоотношения между хозяином и грибным паразитом на их родине и вне ее (К учению об исходном материале для селекции). - "Вестн. с.-х. науки", 1959, № 6, с. 25-34.
 10. Жуковский П.М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971. 752 с.
 11. Жуковский П.М. Сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита. - В кн.: Генетические основы селекции растений на иммуитет. М., 1973, с. 120-134.
 12. Завадский К.М., Колчинский Э.И. Эволюция эволюции. Историко-критические очерки проблемы. Л., 1977. 236 с.
 13. Калауцкий Л.В., Агре Н.С. Развитие актиномицетов. М., 1977. 288 с.
 14. Карасевич Д.Н. Экспериментальная адаптация микроорганизмов. М., 1975. 180 с.
 15. Кеннеди К. Экологическая паразитология. Пер. с англ. М., 1978. 230 с.
 16. Кун Т. Структура научных революций. Пер. с англ. М., 1977, с. 7-273.
 17. Купер Э. Сравнительная иммунология. Пер. с англ. М., 1980, с. 9-422.
 18. Купревич В.Ф. Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма. - В кн.: Научные труды в четырех томах. Том 3. Минск, 1973, с. 8-455.
 19. Левитин М.М., Федорова И.В. Генетика фитопатогенных грибов. Л., 1972, с. 5-216.

20. Насонов Д.Н. Местная реакция протоплазмы и распространяющееся возбуждение. М.-Л., 1962, с. 6-426.
21. Насонов Д.Н., Александров В.Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. Денатурационная теория повреждения и раздражения. М.-Л., 1940. 252 с.
22. Павловский Е.Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.-Л., 1961. 464 с.
23. Райнботе Х. Тайна растений. Пер. с нем. М., 1979. 208 с.
24. Рийспере У.Р. Некоторые теоретико-методологические проблемы фитопаразитологии. - "Паразитология", 1977, т. II, вып. 3, с. 193-201.
25. Рийспере У.Р. Проблема создания общей (синтетической) теории паразитоустойчивости растений. - В кн.: Академия наук Эстонской ССР в 1973-1979 годах. Таллин, 1981, с. 194-203.
26. Рыжков В.Л. Адаптация и эволюция (некоторые парадоксы неодарвинизма). - В сб.: Философия и теория эволюции. М., 1974, с. 90-102.
27. Самохвалова Г.В. Влияние факторов внешней среды на проявление наследственных особенностей организмов, их адаптацию и эффект селекции. - "Усп. совр. биол.", 1980, т. 90, вып. 3(6), с. 447-461.
28. Сутт Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977. 140 с.
29. Фегри К., ван дер Пейл Л. Основы экологии опыления. Пер. с англ. М., 1982. 381 с.
30. Флор Х.Г. Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами. - В кн.: Проблемы и достижения фитопатологии. Пер. с англ. М., 1962, с. 149-159.
31. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. - "Бюлл. Московского о-ва испытателей природы. Отд. биол.", 1965, т. 70, вып. 4, с. 33-74.
32. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.-Л., 1946. 396 с.
33. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и

- историческом развитии. - В кн.: Избранные труды. М., 1982, с. 12-228.
34. Эфроймсон В.П. Общая теория иммунитета растений и некоторые принципы радиоселекции на устойчивость к инфекционным болезням. - В сб.: Проблемы кибернетики. Вып. 5. М., 1961, с. 199-215.
 35. Эфроймсон В.П. Иммуногенетика. М., 1971. 336 с.
 36. Яска В.Э. Изоферменты как молекулярно-генетические маркеры в изучении филогенеза и микроэволюции пшениц. Автореф. докт. дисс. Минск, 1982. 58 с.
 37. Blackman, V.H. Discussion on some similarities and dissimilarities between plant and animal diseases, with special reference to immunity and virus diseases. - "Brit. Med. J.", 1922, vol. 2, No 3225, pp. 718-720 (disc. pp. 720-722).
 38. Burdon, J.J. Mechanisms of disease control in heterogeneous plant populations - an ecologist's view. - In: Plant disease epidemiology. Ed. by P.R. Scott & A. Bainbridge. Oxford e.a., 1978, pp. 193-200.
 39. Dobzhansky, Th. Genetics of the evolutionary process. New York - London, 1970. 505 p.
 40. Ellingboe, A.W. Genetics of host-parasite interactions. - In: Physiol. Plant Pathol. Ed. by R. Heitefuss and P.H. Williams. Berlin e.a., 1976, pp. 761-778.
 41. Flegg, J.J.M. The plant-pathogen relationship (Blackman essay). - In: Annual Report of the East Malling Research Station for 1964, pp. 62-70.
 42. Flor, H.H. Current status of the gene-for-gene concept. - "Annu. Rev. Phytopathology. Vol. 9". Palo Alto, Calif., 1971, pp. 275-296.
 43. Garber, E.D. A nutrition-inhibition hypothesis of pathogenicity. - "Amer. Naturalist", 1956, vol. 90, No 852, pp. 183-194.
 44. Garber, E.D. The host as a growth medium. - "Ann. N.Y. Acad. Sci.", 1960, vol. 88, No 5, pp. 1187-1194.
 45. Jermy, T. Insect - host-plant relationship - coevolution or sequential evolution? - In: Symp. Biol. Hung., 16

- (The host-plant in relation to insect behaviour and reproduction). Ed. by T. Jermy, Budapest, 1976, pp. 109-113.
46. Leppik, E.E. Gene centres of plants as sources of disease resistance. - "Annu. Rev. Phytopathology. Vol. 8". Palo Alto, Calif., 1970, pp. 323-344.
 47. Lewis, R.W. An outline of the balance hypothesis of parasitism. - "Amer. Naturalist", 1953, vol. 87, No 836, pp. 273-281.
 48. Loegering, W.Q. Current concepts in interorganismal genetics. - "Annu. Rev. Phytopathology. Vol. 9". Palo Alto, Calif., 1978, pp. 309-320.
 49. Nelson, R.R. Some thoughts on the coevolution of plant pathogenic fungi and their hosts. - In: Host-parasite interfaces. Ed. by B.B. Nickol. New York e.a., 1979, pp. 17-25.
 50. Person, C. Gene-for-gene relationships in host-parasite systems. "Can. J. Bot.", 1959, vol. 37, No 5, pp. 1101-1130.
 51. Riispere, U. Lähetealused taimede parasiidiresistent-
suse üldise teooria loomiseks. - "ENSIV TA Toimetised.
Bioloogia", kd. 28, No 4, lk. 275-281.
 52. Scott, K.J. Growth of biotrophic parasites in axenic culture. - In: Physiol. Plant Pathol. Ed. by R. Heitefuss and P.H. Williams. Berlin e.a., 1976, pp. 719-742.

ALTERNATIVE APPROACHES TO EVOLUTIONARY RELATION- SHIPS BETWEEN PLANTS AND THEIR PARASITES

U. Riispere

The highest hierarchical position in the structure of the general theory of the resistance of plants to parasitic organisms is occupied by the doctrine of the evolutionary relationships between host and its parasite. For a long time already there has dominated the concept of coevolution considering plants and their parasites as ecologically and

evolutionarily equivalent partners exerting reciprocal selective pressure on each other. It leads to the formation of new races of parasites with specific virulence genes and varieties of plants with race-specific resistance genes, having specific defence mechanisms against certain races of parasites. The prevailing standpoint is that the existence of resistant plant varieties in the centres of the origin of cultured plants is a result of coevolution of plants and their parasites. This conception requires revision as it contradicts with several essential general biological principles and empirical evidences: 1) This conception has disregarded the fact that there exist certain limits to the structural and functional potentiality of plant organisms that exclude the possibility of the formation of specific defence mechanisms against certain species and races of parasites. It is not proper to interpret postinfectious structural and physiological-biochemical alterations in plant tissues as antiparasitic defence reactions. 2) Plants and their parasites cannot be regarded as factors of natural selection equivalently affecting each other. While plant is the only source of substance and energy for parasite, consequently the most important adaptation factor, parasite is one of the numerous unfavourable environmental factors that cannot lead to specific adaptations. 3) Parasites causing epidemic spread in cultivated plants of agroecosystems have not been observed to do extensive damage in natural ecosystems. Thus the existence of resistant varieties in the centres of the origin of cultured plants is not due to the selective pressure on the part of corresponding species and races of parasites, but to the high heterogeneity (biochemical polymorphism) of natural populations.

An alternative and biologically more proper approach consists in the interpretation of the evolutionary relationships between plants and their parasites as one-sided (sequential) evolution only parasitic organisms are subjected to, without specific counter-effect on the evolution of host. It is based on the ecological conception of parasitism (V.A.

Dogiel, A.N. Pavlovsky) and the trophological explanation of the interactions between host and parasite (R.W. Lewis, E.D. Garber, particularly on the theory of incomplete medium by V.P. Efroimson), which consider host as the nutrient medium for parasite. According to this interpretation the character of plant-parasite interrelations is determined by the degree of nutritive adaptation and specialization of a parasite to certain species and races of plants as the source of food in agreement with the evolutionary strategy of parasitism.

ПРОБЛЕМА УНИКАЛЬНОСТИ ЖИЗНИ И ЧЕЛОВЕКА В СВЕТЕ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА

Т. Сутт

Древнейшая проблема — соотношение человека и природы — привлекает к себе в наши дни возрастающее внимание в двух аспектах, имеющих особое мировоззренческое значение. Первый из них касается противоречия между человеческой деятельностью и закономерностями организации и эволюции биосферы, определяющего объективное содержание экологического кризиса /6, 18, 20/. Второй состоит в вопросе о месте феномена человека во Вселенной и о возможности существования внеземной жизни. Осмысление сущности жизни и места человека во Вселенной имеет принципиальное значение для понимания перспектив духовного и материального развития человечества. В последние десятилетия этот вопрос превратился из чисто философских спекуляций в проблему практическую (поиски внеземных цивилизаций) /15, 16/ и этическую (концепции о возможной уникальности жизни на Земле и космическом одиночестве человечества) /17, 19, 22, 24/.

При рассмотрении сложной проблемы сущности жизни мы сосредоточим наше внимание на ее уникальности. С одной стороны, бесспорно, что вследствие "пограничного" характера проблема сущности жизни подлежит анализу в космологическом, физическом и философском аспектах. С другой стороны, мы должны отдавать себе отчет в том, что без исследования проблемы возникновения и эволюции жизни на Земле обсуждение различных аспектов ее сущности, в том числе и уникальности, теряет свою естественнонаучную основу. Более того, именно изучение закономерностей организации и эволюции жизни на

Земле может быть отправным пунктом для постановки проблемы о возможности существования внеземной жизни. Принципиальное значение при этом имеет мысль Ф. Добжанского, согласно которой именно доказательство Ч. Дарвиным того, что весь живой мир, включая человека, является результатом эволюции путем естественного отбора, ставит эту проблему в совершенно новую перспективу /27, с. 158; 29/.

В настоящем сообщении предпринята попытка показать, что для постановки и анализа проблемы уникальности жизни и человека из множества эволюционных доктрин методологически наиболее плодотворна современная дарвиновская концепция органической эволюции, которая к настоящему времени превратилась в фундаментальную теорию в виде синтетической теории эволюции (СТЭ).

Одним из гносеологических оснований нашего подхода служит принцип антропности (*principium anthropicum*). Насколько нам известно, до сих пор этот принцип применялся только в космологии /4, 7/. Принцип антропности в космологии утверждает, что если бы основные закономерности эволюции Вселенной и универсальные физические константы даже немного отличались от наблюдаемых человеком, то не было бы физико-химических предпосылок для возникновения и эволюции жизни. Согласно космологической интерпретации принципа антропности, мы живем во Вселенной, являющейся единственно возможной для возникновения человека.

Фундаментальное значение принципа антропности в биологии состоит в положении, что представление об атрибутивных характеристиках жизни, инвариантных по отношению к теоретически допустимому многообразию форм жизни во Вселенной, наука может вырабатывать только на основе исследования эволюции жизни и человека на Земле.

Из принципа антропности следует также, что т.н. чисто функциональное определение жизни (в том числе и разумной) лишено содержательного смысла. Дело в том, что при таком определении в качестве "абстрактных" атрибутивных свойств жизни в сущности так или иначе постулируются те или иные свойства единственной известной науке конкретной формы жи-

ни на нашей планете. Новейшим примером такой неудачной попытки может служить точка зрения Ф. Дайсона, согласно которой "сущность жизни связана с организацией, а не субстанцией" /2, с. 68/ и "имея достаточное количество времени, жизнь приспособится к любой окружающей среде" /2, с. 69/.

Нам представляется необходимым подчеркнуть, что из принципа антропоности не вытекает заключение об особом положении человека во Вселенной ни в смысле божественной предестинации, ни в смысле интерпретации эволюции человека как "авангарда" развития материи и антропологической направленности всей эволюции Вселенной. Принцип антропоности лишь определяет как космологические, так и биологические ограничивающие условия возникновения жизни и человека как результата вероятностного эволюционного процесса.

Проблема экстраполяции инвариантов земной жизни на теоретически допустимое множество ее гипотетических форм в космосе имеет в гносеологическом плане принципиальное значение. Хотя общефилософской основой для такой экстраполяции и служит принцип материального единства мира, однако следует иметь в виду, что инвариантными могут быть только некоторые фундаментальные закономерности и механизм эволюции. Поэтому ничем не оправдано механическое перенесение результатов эволюции на Земле на все ее возможные формы во Вселенной в духе лапласовского жесткого детерминизма, как это делает, например, Д. Кенъон /8/. Аналогичный, в сущности антропоморфный подход типичен для рассуждений о внеземных цивилизациях, в которых, как справедливо указывает В. Пановкин, "этим цивилизациям приписаны "инварианты" социальной деятельности, культуры, конкретные феномены историко-социального плана, просто перенесенные из истории человеческого общества" /14, с. 262/.

В свете вышеприведенных гносеологических принципов рассмотрим теперь вкратце, какие атрибутивные свойства известной нам формы жизни должны быть экстраполированы в качестве инвариантов на все ее возможные формы как в структурно-функциональном, так и в эволюционном аспектах.

Таковыми структурно-функциональными инвариантами следует

считать: 1) организованность живых систем на определенном материальном субстрате (белки и нуклеиновые кислоты); 2) свойство конформантной редупликации /21/. Основные аргументы в пользу белкового субстрата возможных форм жизни в космосе следующие: 1) Во всей наблюдаемой части Вселенной наиболее распространенными элементами являются водород, кислород, углерод, азот, сера и фосфор, необходимые для синтеза органических молекул. 2) Химические свойства этих элементов делают их наиболее пригодными для той роли, которую они выполняют в организмах: С, Н, N, O гарантируют высокую стабильность органических макромолекул (необходимую для сохранения генетической информации и самоорганизации живых систем), а S и P — перенос энергии и химических групп в органических реакциях. Именно химические свойства углерода дают ему преимущество перед всеми другими элементами в смысле обеспечения необходимых структур и функций живых систем /23/.

Факты, вообще позволяющие ставить проблему внеземной жизни на естественнонаучную основу, получены при изучении химической эволюции. По мнению С. Поннаперума, о возможности существования химической, т.е. предбиологической, эволюции свидетельствуют: а) данные, подтверждающие принципиальную возможность возникновения биогенных соединений в модельных экспериментах, имитирующих вероятные условия при возникновении жизни на Земле; б) изучение органических соединений внеземного происхождения. Из анализа указанных данных он делает следующий вывод: "Эти наблюдения доказывают общее единство химических и физических законов природы: при сходных стартовых условиях (идентичный набор элементарных соединений) возможные направления химической эволюции, по-видимому, ограничены и могут быть даже в некоторой степени предопределены" /33, с. 57/.

Вышеизложенные соображения позволяют с определенной долей вероятности допускать, что основные биохимические принципы одинаковы для всего возможного разнообразия форм жизни во Вселенной /I, 5, 9, II, I3/.

О сущности второго структурно-функционального инвари-

анта жизни - конвариантной редупликации - Ф. Добжанский пишет следующее: "Несмотря на все сомнения, неизбежные при рассмотрении такого спекулятивного вопроса, как внесменная жизнь, можно все же сделать два заключения. Во-первых, генетический материал должен подвергаться мутированию. Точная ауторепродукция является главной функцией любого генетического материала, однако едва ли мыслимо, что вообще не происходит ни одной ошибки копирования. Если такие ошибки происходят, можно сделать второй вывод: возникающие варианты предоставляет арену для естественного отбора. Это должно быть общим знаменателем для земной и внесменной жизни" /27, с. 170/. В более обобщенном смысле принцип конвариантной редупликации выражает стремление биологических систем к самосохранению, что может быть достигнуто только путем их постоянного самообновления. Как подчеркивает М. Кампилов, сохранение жизни возможно лишь при постоянном изменении ее содержания /6, с. 195/. На уровне вида фундаментальное противоречие между стремлением биологической системы к самосохранению и возможностью достижения этой цели путем постоянного изменения самой системы решается в процессе естественного отбора, представляющего собой третий и вместе с тем важнейший инвариант жизни в эволюционном аспекте.

Если современное естествознание более или менее удовлетворительно объясняет ход эволюции до и после происхождения жизни, то сам процесс ее возникновения представляет собой настоящий "черный ящик". Не без основания А. Опарин, автор одного из наиболее популярных теорий происхождения жизни, вынужден признать, что "... между организацией доступных для модельного воспроизведения пробионтов и строением наиболее примитивных современных прокариотов еще существует целая пропасть" /13, с. 201/. В связи с этим следует отметить, что мнения исследователей относительно физико-химических предпосылок возникновения жизни значительно расходятся. Так, например, Ф. Крик склонен считать биохимические основы организации жизни на Земле уникальными. В отличие от множества других авторов, упомянутых выше, он утверждает: "современные данные биохимии показывают, что возникновение

жизни было в некотором смысле уникальным событием. Об этом свидетельствует единство биохимии всех живых организмов, но мы не знаем, существовала ли такая однородность при их возникновении" /10, с. 61/. Наоборот, в теоретических исследованиях М. Эйгена показано, что если начальные физико-химические параметры в известной мере и предопределяют "путь и цель эволюции", то, при выполнении определенных физических граничных условий, возникновение и эволюция живых систем представляет собой "в принципе неизбежный процесс" самоорганизации материи на основе принципа отбора /26, с. 52, 87, 89/. Здесь уместно привести также мысль М. Эйгена из его полемиического предисловия к книге Ж. Моно "Случайность и необходимость", где относительно перехода химической эволюции в биологическую он пишет следующее: "Почему мы должны относиться именно к этому шагу от молекулы к одноклеточному организму с большим благоговением, чем к любому другому шагу эволюции"?

Итак, несмотря на всю противоречивость концепций о сущности жизни, имеющиеся представления современного естествознания об эволюции как наблюдаемой части Вселенной, так и жизни на Земле не исключают теоретического предположения, что возникновение и эволюция жизни вне Земли — событие вероятное. По каким направлениям эта гипотетическая эволюция идет и к каким результатам она может (должна) привести? С эволюционно-теоретической точки зрения на данные вопросы имеются ответы трех типов.

Во-первых, возникновение жизни на Земле, а тем самым и происхождение человека, рассматривается как абсолютный случай в истории всей Вселенной. Именно такова сущность взглядов Ж. Моно /32/. Концепция Ж. Моно основана на редукции всех свойств живых систем к молекулярным инвариантам (телеономичность и репродуктивная инвариантность) и на абсолютизации роли случайности в процессе эволюции /32, с. 21, 146, 148/. Исходя из объективных трудностей при объяснении возникновения генетического кода, Ж. Моно видит единственное решение всех проблем "в чистом случае, так как ничего, кроме случая, абсолютный и слепой свободы, не может быть в основе

прекрасного здания эволюции" /32, с. 141/. Таким образом, из логики концепции Ж. Моно следует, что проблема внесемной жизни вообще не имеет содержательного смысла.

Другая точка зрения гласит: любая внесемная биологическая эволюция проходит основные этапы, аналогичные таковым земной эволюции, и в некоторых случаях может привести к возникновению разумных существ, весьма сходных с людьми. Характерным примером такого подхода служит точка зрения А. Любищева. Исходя из номогенетической трактовки ограниченности формообразования, он утверждает: "Я полагаю, что типы во всяком случае могут возникнуть самостоятельно, а может быть и некоторые классы, и на далеких планетах мы вправе ожидать организмы, которые мы отнесем к простейшим, кишечнополостным, аннелидам, членистоногим и даже насекомым. Встретив на другой планете разумное существо, человек, конечно, отличит его от человека, но кое-какие признаки сходства будут: у него впереди будет голова, в которой будет находиться наиболее развитой мозг, будут парные глаза, построенные согласно требованиям геометрической оптики, будут парные конечности и передние конечности будут орудиями труда, а не передвижения, значит будут иметь подобие пальцев, хотя число и строение пальцев может быть совершенно отличным от наших" /12, с. 55/.

Трактовка человека как необходимого результата эволюции доведена до абсолюта в ортогенезе П. Тейяра де Шардена, согласно которому человек — наивысшая, божественно предопределенная цель всей космической эволюции /37/.

Кроме естественнонаучных и мировоззренческих причин, распространению подобных взглядов, несомненно, содействует "давнишняя мечта человечества о внесемной жизни, надежда (подчеркнуто нами. — Т.С.) на то, что мы не одиноки в мировом пространстве, что и на других объектах нашего звездного мира существует жизнь, даже может быть, мыслящие существа, с которыми мы могли бы войти в общение" /13, с. 197/.

Согласно третьей принципиальной точке зрения, как реальная эволюция жизни на Земле, так и ее гипотетические формы в космосе рассматриваются как процессы вероятностные и уникаль-

ные. Методологической основой для разработки концепции уникальности жизни в рамках СТЗ служат следующие принципы:

1) Принцип потенциальной многонаправленности биологической эволюции /25, 34, 35/. Данное положение отражает вероятностную сущность органической эволюции, которая в различных космических условиях может осуществляться многими путями и приводить к качественно различным результатам /17/. Действительно, если даже допустить, что начальные условия биологической эволюции (являющиеся результатом предшествовавшей химической эволюции) на какой-нибудь другой планете аналогичны тем, которые существовали на Земле три миллиарда лет назад, то крайне маловероятно, чтобы в течение этого огромного промежутка времени условия внешней среды этой другой планеты изменились таким же образом, как это произошло на Земле. Но поскольку направленность процесса эволюции как адаптацiogенеза, помимо организации развивающихся систем, определяется также конкретными условиями среды, то вряд ли органическая эволюция на других планетах может привести к тем же результатам, к которым она привела на Земле. Такая возможность в принципе не исключена, но вероятность ее, по-видимому, очень мала. Ф. Добжанский, указывая на невероятность совпадения направлений эволюции на различных космических телах, пишет: "Представьте себе, что во время эоцена жил бы исключительно компетентный биолог: мог бы он предсказать появление человека? Или другой пример: предположим, что в результате крайне маловероятного случая существует где-то планета, на которой появились животные, и позвоночные и млекопитающие, почти такие же, которые жили на Земле во время эоценового периода. Должны ли появляться человекоподобные живые существа и на этой воображаемой планете? Мне думается, что на последние два вопроса следует ответить отрицательно. У человека по крайней мере 100 000 генов, и возможно половина (или больше) из них изменилась не менее раза со времен эоцена. Вероятность того, что эти же 50 000 генов будут изменяться таким же образом и подвергаться селекции в той же последовательности, как в эволюционной истории человека, - в сущности равна ну-

В свете приведенных рассуждений вероятность возникновения разумной жизни земного типа на какой-нибудь другой планете представляется ничтожно малой /28, 36/. Таким образом, уже на основе принципа потенциальной многонаправленности эволюции обнаруживается несостоятельность ортогенетических и номогенетических интерпретаций возможных форм эволюции внеземной жизни.

2) Принцип многообразия жизни (diversity of life) /31/. Это означает, что наряду с некоторыми фундаментальными структурными ограничениями ("запретами"), вытекающими из углеродной основы жизни и существующими на всех уровнях организации живых систем, имеются механизмы, которые в принципе могут обеспечить огромное многообразие направлений биологической эволюции /3/. О сказанном свидетельствует хотя бы тот факт, что в настоящее время в биосфере Земли насчитывается более миллиона биологических видов. На основе данного принципа СТЗ вполне объяснимы и ограниченность формообразования, и значение начальных условий биологической эволюции для ее последующих направлений, на которых спекулирует номогенез, пытаясь доказать якобы необходимое совпадение хода и результатов биологической эволюции в любых космических условиях.

Анализ сущности инвариантов феномена жизни и принципов потенциальной многонаправленности эволюции и многообразия жизни позволяет выдвинуть гипотезу, согласно которой в основе возникновения жизни во Вселенной лежат универсальные закономерности. Однако ввиду вероятностного характера процесса эволюции, ее конкретные пути и результаты (биологические виды) всегда уникальны.

Из подобной интерпретации гипотезы уникальности жизни, а тем самым и космического одиночества человека, вытекает целый ряд философских и этических проблем, специальное научное исследование которых только начинается. В мировоззренческом плане концепция уникальности Homo sapiens служит основой для критики таких метафизических эволюционных доктрин, как теологический антропоцентризм (тейярдизм), биоло-

гический антропоморфизм (номогенез) и технологический антропоморфизм (априорно допускающий возникновение гоминид и разумной жизни на основе технологии земного типа).

В заключение укажем на одно из обстоятельств, имеющих принципиальное значение. Современная дарвинистская интерпретация ставит в новый свет проблему о соотношении человека и природы, сводимую в конечном счете к вопросу о месте феномена человека во Вселенной. На фоне экологического кризиса данная проблема приобретает особое этическое значение. Дарвинистское эволюционно-теоретическое видение соотношения человека и природы, в частности в "космическом контексте", должно, по нашему убеждению, содействовать лучшему пониманию обстоятельства, что человечество вступило в один из самых критических периодов своей истории. А это предполагает окончательное отречение от надежды на чудо; в том числе и в виде помощи от контактов с мифическими внеземными цивилизациями.

Судьба жизни и человека на планете Земля зависит от самого человека. Только преодоление противоречий между характером человеческой деятельности и основными закономерностями органической эволюции может обеспечить сохранение биосферы Земли не только как среды существования человека, но и как уникального явления во Вселенной. Деятельность во имя этой цели следует признать высшим долгом человека.

1. Волохонский А.Г. О формальной структуре генетического кода. - Цитология и генетика, 1972, № 6, с. 487-494.
2. Дайсон Ф.Дж. Будущее воли и будущее судьбы. - "Природа", 1982, № 8, с. 60-70.
3. Завадский К.М., Сутт Т.Я. К вопросу о природе ограниченный эволюционного процесса. - В кн.: История и теория эволюционного учения, вып. I. Л., 1973, с. 42-47.
4. Казютинский В.В. Идея Вселенной. - В кн.: Философия и мировоззренческие проблемы современной науки. М., 1981, с. 49-96.
5. Кальвин М. Химическая эволюция. М., 1971 /1969/. 240 с.
6. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М., 1974. 254 с.

7. Картер Б. Совпадения больших чисел и антропологический принцип в космологии. - В кн.: Космология. Теории и наблюдения. М., 1978 /1974/, с. 369-380.
8. Кенъон Д. Биохимическое предопределение (предопределенная упорядоченность и предбиологический отбор в происхождении жизни). - В кн.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975, с. 105-117.
9. Кенъон Д., Стейман Г. Биохимическое предопределение. М., 1972 /1969/. 386 с.
10. Крик Ф. - В кн.: Проблема СЕТИ (связь с внеземными цивилизациями). М., 1975.
11. Ленинджер А. Биохимия. М., 1976 /1972/. 957 с.
12. Любимов А.А. Систематика и эволюция. - В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 45-57.
13. Опарин А.И. Материя - жизнь - интеллект. М., 1977.
14. Пановкин В.Н. Объективность знания и проблема обмена смысловой информацией с внеземными цивилизациями. - В кн.: Философские проблемы астрономии XX века. М., 1976, с. 240-265.
15. Проблема СЕТИ (связь с внеземными цивилизациями). М., 1975. 351 с.
16. Проблема поиска внеземных цивилизаций. М., 1981. 263 с.
17. Сутт Т.Я. Проблема направленности органической эволюции. Таллин, 1977. 139 с.
18. Сутт Т.Я. Управление эволюцией - проблемы мнимые и реальные. - В кн.: Эволюционная теория и проблема "человек-природа". Тарту, 1978, с. 104-109.
19. Сутт Т.Я. Проблема уникальности жизни и концепция единства микро- и макроэволюции. - В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 46-51.
20. Сутт Т. О теоретико-биологических принципах обоснования стратегии охраны окружающей среды. - В кн.: Проблемы современной экологии. Экологические аспекты охраны окружающей среды в Эстонии. Тарту, 1982, с. 23-24.
21. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с.

22. Бродов Н.Т. Перспективы человека. М., 1979.
23. Уолд Дж. Почему живое существо базируется на элементах второго и третьего периодов периодической системы? Почему фосфор и сера способны к образованию макроэргических связей? - В кн.: Горизонты биохимии. М., 1964 /1962/, с. 102-113.
24. Шкловский И.С. О возможной уникальности разумной жизни во Вселенной. - "Вопросы философии", 1976, № 9, с. 80-93.
25. Пикайгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. М., 1946.
26. Эйген М., Винклер Р. Игра жизни. М., 1979 /1975/, 93 с.
27. Dobzhansky T. Darwinian evolution and the problem of extraterrestrial life. - "Perspectives in Biology and Medicine", 1972, No. 2, pp. 157-175.
28. Dobzhansky T., Ayala F., Stebbins G., Valentine J. Evolution. San Francisco, 1977. 572 p.
29. Dobzhansky T., Boesiger E., Sperlich D. Beiträge zur Evolutionstheorie. Jena, 1980. 154 S.
30. Eigen M. Vorrede zur deutschen Ausgabe. - In: J. Monod "Zufall und Notwendigkeit". München, 1973.
31. Mayr E. Evolution and the Diversity of Life. Cambridge-London, 1976. 721 p.
32. Monod J. Zufall und Notwendigkeit. München, 1973/1970/. 238 S.
33. Pennington C. Organic compounds in the Murchison meteorite. - "Annales of the New York Academy of Sciences", 1972, vol. 194, pp. 56-70.
34. Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, 1954.
35. Simpson G.G. The Major Features of Evolution. New York, 1953. 434 p.
36. Simpson G.G. This View of Life. New York, 1964. 308 p.
37. Teilhard de Chardin P. Le phénomène de l'homme. Paris, 1959.

ON THE PROBLEM OF THE UNIQUENESS OF LIFE AND MAN
FROM THE POINT OF VIEW OF CONTEMPORARY DARWINISM

T. Sutt

1. In the discussions about one of the most ancient metaphysical problems - the possibility of the existence of extraterrestrial life and the place of the phenomenon man in the Universe - emphasis has been transferred from purely philosophical speculations to its practical and ethical aspects. The first is realized in the empiric search for extraterrestrial intelligence (SETI) and the second - in elaborating of different conceptions of the uniqueness of life and man (Simpson, 1964; Dobzhansky, 1972; Shklovski, 1976; Sutt, 1977).

2. The problem of the uniqueness of life, indeed, includes essential cosmological, physical and philosophical aspects. However, to set the problem correctly, it is necessary to take into account the fundamental laws of the organization and evolution of life on the Earth. According to Dobzhansky (1972) the main idea of Darwin's theory - the origin of species including man as a result of natural selection - opens up entirely new prospects for the study of extraterrestrial life.

3. The conception of the essence and uniqueness of life suggested by the author is based on the anthropic principle (principium anthropicum). According to this principle a generalized definition of the attributive features of life, invariant to the theoretically admissible diversity of the forms of life in the Universe can be derived in natural science relying only on the investigation of the main regularities of the evolution of life and man on the Earth.

4. Structural-functional and evolutionary invariants of life which can be extrapolated to any hypothetical form of life in the Universe are following:

a) organization of living systems on a definite substra-

tum (proteins and nucleic acids) (Wald, 1962);

b) convariant reduplication (Timofeeff-Ressovsky et al., 1969);

c) natural selection.

5. Relying on the contemporary knowledge of the regularities of cosmic, chemical and biological evolution a hypothesis has been put forward that the origin and evolution of extraterrestrial life may be considered as a probable phenomenon.

6. In principle there are three different doctrines of the essence and evolution of life in contemporary evolutionism.

A. The doctrine considering life and man as an absolute chance in the history of the Universe is proposed by Monod (1970). According to this conception the problem of extraterrestrial life has no content.

B. From the nomogenetic interpretation of evolution it follows that extraterrestrial evolution passes the main stages of evolution analogously to the evolution on the Earth and in some instances the origin of human-like beings (humanoids) is postulated (Lubishev, 1966). A monumental doctrine considering man as an absolute necessity in the evolution of the Universe is suggested in the theory of orthogenesis of Teilhard de Chardin (1959).

C. In the synthetic theory of evolution, i.e. contemporary Darwinism the evolution of life is interpreted as a probable process the results of which (biological species including Homo sapiens) are unique. This conception is based on two fundamental principles: a) potential multidirectedness of organic evolution (realized in multiple pathways of evolution) (Schmalhausen, 1946; Simpson, 1953; Rensch, 1954); b) diversity of life (Mayr, 1976).

According to the hypothesis proposed by the author the origin of life in the Universe is regulated by the universal laws, but the results of organic evolution (biological species) are always unique.

7. On the background of the contemporary ecological

situation the conception of the uniqueness of life and man gives the problem of the interactions between man and nature a new ethical meaning (Sutt, 1980). To overcome the contradiction between the character of human activity and the main laws of the evolution of life - it means not only the conservation of the biosphere of the Earth as the necessary environment for the existence of mankind, but it also means the preservation of it as a unique cosmic phenomenon. The achievement of this ambition should be conceived as an ultimate duty of man.

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
Предисловие	6
ВЙЙММАА М. Проблемы эволюции человека	II
КАДЛАК Х. О научном наследии Дарвина	26
ЛОЙТ Т. Проблема эволюции как метатеоретический вопрос оснований современной биологии и теория Ч. Дарвина	36
МААВАРА В. Изменчивость и дифференциация некоторых близ- ких видов рода (Hymenoptera, Formicidae)	54
МЯНД Р. О влиянии естественного отбора на фенотип яиц птиц	79
НЯПИНЕН Л. Об использовании терминологии дарвинизма в современном математическом естествознании	90
ОРАВ Т. Индуцированная активация мутантного гена как способ изучения поведения скрытых и малопенетрантных генов в эволюционном процессе	102
ПААВЕР К. Изучение видообразования и новые модели про- цесса эволюции	115
ПАЛУМАА А. О проблеме ограничений эволюционного процесса	134
РИЙСПЕРЕ У. Альтернативные подходы к эволюционным отно- шениям между растениями и их паразитами	150
СУТТ Т. Проблема уникальности жизни и человека в свете современного дарвинизма	174

CONTENTS

	page
Introduction	7
VIIKMAA M. Problems of the evolution of man	11
KALLAK H. On Darwin's scientific heritage	26
LOIT T. Problem of evolution as a metatheoretical question concerning the basic principles of contempor- ary biology and Ch. Darwin's theory	36
MAAVARA V. Variability and differentiation in some closely related Formica species (Hymenoptera, Formicidae) ..	54
MÄND R. Effect of natural selection on the phenotype of bird eggs	79
NÄPINEN L. Use of the terminology of Darwinism in con- temporary mathematical natural science	90
ORAV T. Induced activation of mutant gene as a method for recognizing of the behaviour of cryptic mutants and mutants with low penetrance in evolutionary process ...	102
PAAVER K. Study of speciation and new models of evol- utionary process	115
PALUMAA A. The problem of limitations of evolutionary process	134
RIISPERE U. Alternative approaches to evolutionary relationships between plants and their parasites	150
SUTT T. On the problem of the uniqueness of life and man from the point of view of contemporary Darwinism..	174